Über die Koordination der Kopf- und Beinbewegungen beim Schreiten der Lachtaube

Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades der
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Georg-August-Universität zu Göttingen

vorgelegt von
Wilhelm Nothdurft
aus Ilfeld

Göttingen 1965

UNIVERSITEITSBIBLIOTHEEK - LEIDEN -

Über die Koordination der Kopf- und Beinbewegungen beim Schreiten der Lachtaube

Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades der
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Georg-August-Universität zu Göttingen

vorgelegt von
Wilhelm Nothdurft
aus Ilfeld

Göttingen 1965

D 7

Referent: Prof. Dr. G. BIRUKOW
Korreferent: Prof. Dr. P. AX

Tag der mündlichen Prüfung: 15. 12. 1965

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
A. EINLEITUNG	1
B. MATERIAL UND METHODEN	3
C. BEFUNDE	6
I. Bewegungsformen erwachsener Tauben beim freien Schreiten	6
1. Gleichmäßige Schreitbewegungen	6
2. Langsame und wechselnde Schrittfolgen	12
II. Analyse der Kopf- und Beinbewegungen	13
1. Zeitdauer des Kopfschwingens	13
2. Der räumliche Verlauf der Kopfschwingungen	14
3. Die absolute Bewegung des Kopfes	14
4. Der Einfluß der Schreitaktivität auf die Kopfschwingungen	15
III. Das Schreiten im Käfig	18
IV. Die Kompensation der retinalen Abbild-verschiebungen	20

Seite

V. Optomotorische Reaktionen bei passiver Längsverfrachtung 22

VI. Die Koppelung zwischen den Kopf- und Beinbewegungen 28

1. Optomotorische Reaktionen während des Schreitens 28
2. Schreitbewegungen durch Kappen geblendeter Tauben 40
3. Das Schreiten bei beeinflußten Beinbewegungen 44

VII. Bewegungsformen der Nestlinge 47

1. Die Koordination der Kopf- und Beinbewegungen 48
2. Die Schreitfrequenzen der Nestlinge 63

D. ERÖRTERUNG DER BEFUNDE 66

E. ZUSAMMENFASSUNG 77

LITERATUR 79

A. EINLEITUNG

Bei vielen Tieren beteiligen sich einzelne Körperteile an der Rhythmik der Lokomotion, obwohl sie selber nicht unmittelbar zur Fortbewegung beitragen. Dieses zeigt sich besonders deutlich beim Kopfschwingen vieler schreitender Vögel: Der Kopf wird bei jedem einzelnen Schritt zunächst kräftig nach vorn gestoßen und schwingt dann relativ zum Rumpf wieder nach hinten. Obwohl solche Kopfbewegungen normalerweise mit den Beinbewegungen synchronisiert sind, werden sie von DUNLAP und MOWRER (1931) als rein optomotorisch bedingte Reaktionen gedeutet, d.h. ebenso verursacht wie die formal gleichen Bewegungen bei der Passivverfrachtung vor einer Streifenwand. DAANJE (1951) leitet das Schreiten funktionell vom beidbeinigen Hüpfen ab. Danach wären die rhythmischen Kopfbewegungen beim Laufen ähnlich wie beim Sprung zunächst auf die Mechanik der Lokomotion zurückzuführen. Die vollständige Kompensation der retinalen Abbildverschiebung in der langsamen Phase der Kopfbewegungen würde dann erst sekundär hinzutreten.

Untersuchungen am Haushuhn (BANGERT 1960) zeigten, daß das Kopfpendeln während des Schreitens angeboren ist. Dabei erscheinen im Zusammenspiel mit den alternierenden Beinbewegungen zahlreiche Koordinationsformen, die v. HOLST (1935 - 1939) bei der Analyse der Bewegungen von Fischflossen und z.T. auch von Säugerextremitäten fand.

Solche Koordinationsmuster können vor allem dann zustande kommen, wenn den Bewegungen der Körperteile eine Eigenrhythmik zugrunde liegt; diese zeigt sich beim Huhn in der Kopfbewegung gerade während des langsamen Schreitens (vgl. DAANJE 1951, sowie BANGERT 1960). Bei Tauben (Columba spec.) dagegen wird der Kopf stets regelmäßiger bewegt (DUNLAP und MOWRER 1931). Es ist durchaus denkbar, daß die Kopfbewegungen bei verschiedenen Vogelarten durch die bei der Eigenbewegung über das Auge eintreffenden Reafferenzen verschieden stark beeinfluß werden. Vorerst fehlen allerdings direkte Beweise dafür, daß retinale Abbildverschiebungen, die beim aktiven Vorwärtsschreiten entstehen, überhaupt optomotorisch wirksam sind. In der Streifentrommel löst in dieser Richtung über die Netzhaut wandernder Reizwechsel bei erwachsenen Hühnern keinen optomotorischen Ny-

stagmus aus (SIMON 1954).

Im Rahmen der hier vorliegenden Untersuchungen sollten zum Vergleich die Kopf- und Beinbewegungen der Lachtaube (Streptopelia roseogrisea Sundevall) untersucht werden. Dabei wurde besonders auf die E n t w i c k l u n g der Lokomotionsbewegungen und der Koordinationsformen vom Schlüpfen aus dem Ei ab geachtet. Diese ist bei Nesthockern noch so gut wie unbekannt. Ein Vergleich der Bewegungsformen sehender und geblendeter Tiere sollte darüber hinaus zeigen, auf welche Weise die Rhythmik der Kopfbewegung ausgelöst und gesteuert wird.

Meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. G. BIRUKOW, danke ich herzlich für die Anregungen zu dieser Arbeit und für hilfreiche Kritik, den Herren Prof. Dr. Fr.-W. SCHLOTE und Dr. J.-B. WALTHER für Ratschläge in technischen Angelegenheiten. Der Frankfurter Zoo überließ mir unentgeltlich einige erwachsene Lachtauben, wofür seinem Direktor Herrn Prof. Dr. B. GRZIMEK ebenfalls gedankt sei.

B. MATERIAL UND METHODEN

Erwachsene Lachtauben (Streptopelia roseogrisea Sundevall) und vor allem die im Käfig erbrüteten Jungtiere werden durch den dauernden Kontakt mit dem Menschen sehr bald zahm. Für die Fragestellung günstig war es auch, daß die Brutperioden nicht jahreszeitlich gebunden sind. Die erwachsenen Tauben hielt ich paarweise in Käfigen von 80 x 50 x 50 cm in einem geschlossenen Raum. Während des ganzen Jahres wurde mit Hilfe künstlicher Zusatzbeleuchtung ein Hell-Dunkel-Rhythmus von 12:12 Stunden aufrecht erhalten. Die Entwicklung der Jungtauben lief also jederzeit unter vergleichbaren äußeren Bedingungen ab.

Die Ergebnisse aus den einzelnen Versuchen mit verschiedenen Tauben sind bis auf geringe, stets auftretende individuelle Unterschiede vergleichbar.

Die Bewegungen während des Schreitens wurden mit Kameras Bolex H 16 und H 16 Reflex gefilmt, bei erwachsenen Tauben aus einer Entfernung von 1,8 m, bei Jungtieren wegen deren geringer Größe anfangs aus kürzerer Entfernung. Die Tiere bewegten sich auf einem Laufbrett von 40 cm Breite und 200 cm Länge. An der rückwärtigen Längsseite befand sich eine 40 cm hohe, weiße Kartonwand, auf der jeweils im Abstand von 9,5 cm schwarze Streifen von 0,5 cm Breite angebracht waren. Der Laufsteg wurde mit 2 oder 3 Nitraphotlampen zu je 500 Watt ausgeleuchtet. Erwachsene Tauben begannen sehr bald mit dem Schreiten, wenn sie an ein Ende des Laufstegs gesetzt wurden; jüngere Tiere dagegen, besonders Nestlinge, waren z.T. erheblich gehemmt. Manchmal bewegten sie sich überhaupt nicht, sondern legten sich allenfalls auf die Unterlage und "sonnten" sich. Ersetzte ich die helle Kartonwand durch eine entsprechende schwarze, so krochen sie in den meisten Fällen im Bogen darauf zu. Soweit es möglich war, verzichtete ich darauf, die Tiere durch Futterkörner zum Schreiten zu bewegen; jedoch ließ sich dieses Hilfsmittel nicht immer vermeiden. Wie sich später zeigte, wird die Koordination der Bewegungen durch diesen Eingriff nicht beeinträchtigt; die Tiere laufen lediglich schneller und zügiger als wenn der Köder fehlt. Ein umgebauter Filmprojektor, den das "Institut für den Wissenschaftlichen Film" zu Göttin-

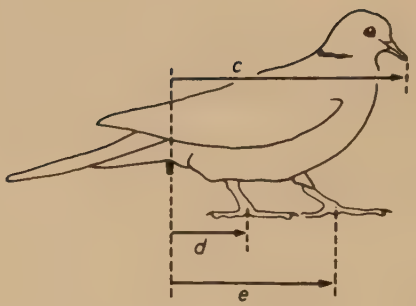

Abb. 1. Ausmessen eines Projektionsbildes. An das mittels eines Kartonstreifens markierte Körperende wurde die Nullmarke des Maßstabes gelegt. So ließen sich jeweils die Körperlänge c und die Abstände d und e der Zehengrundgelenke vom Körperende für das rechte bzw. linke Bein bestimmen

gen freundlicherweise zur Verfügung stellte, ermöglichte die Betrachtung der Filmszenen sowohl im Laufbild als auch im Standbild bei Einzelbildschaltung. Jedes horizontal entworfene Bild einer Schrittserie wurde bei dreizehnfacher linearer Vergrößerung ausgemessen; dabei bestimmte ich in mm die Strecken, um die sich (a) das Körperende und (b) die Schnabelspitze von Bild zu Bild gegenüber einem stets wiedergewählten Bezugsstreifen auf der Rückwand des Laufsteges bewegten. Diese Werte geben also die lineare Bewegung der Körpers bzw. des Kopfes innerhalb jeder 1/24 Sek. wieder. Weiterhin maß ich auf jedem Projektionsbild (Abb. 1) die Körperlänge, d.h. die Strecke c zwischen Schnabelspitze und Körperende sowie für das rechte und das linke Bein die Entfernungen d bzw. e der Zehengrundgelenke von der Marke am Körperende des Tieres.

Während des Schreitens bildet die Längsachse des Schnabels mit der Horizontalebene in allen Phasen der Kopfbewegung einen Winkel von etwa 30^{o}.

BANGERT (1960) registrierte die Beinbewegung des Haushuhnes, indem er den Winkel bestimmte, den das Zehengrundgelenk in jeder Bewegungsphase einnimmt, wenn der eine (fixe) Schenkel durch das Körperende verläuft und mit der Schreitunterlage einen rechten Winkel bildet. Ich wählte statt dessen die lineare Entfernung der Beine vom Körperende, da bei einigen Versuchen die Tiere senkrecht von oben gefilmt wurden, so daß nur die linearen Abstände der Beine bestimmt werden konnten. Die Körperlängen und Schrittamplituden dieser Tauben und der bei horizontal geschwenkter Kamera gefilmten Tiere ließen sich jederzeit vergleichen, wenn man für die Bewegungen des Kopfes und der Beine den gleichen Maßstab bei der graphischen Darstellung wählte.

Die Meßgrößen stellen Relativwerte dar; sie sind in den einzelnen Zeitabschnitten eines Bewegungsablaufes direkt vergleichbar, sofern das Tier senkrecht zur optischen Achse der Kamera schreitet. Da diese in den meisten Fällen auf einem Stativ befestigt war, und dem Tier durch Schwenken um die Hochachse nachgeführt wurde, treten am Anfang und Ende jeder Schrittfolge parallaktische Verkürzungen auf; die z e i t l i c h e n Beziehungen zwischen den verschiedenen Rhythmen werden jedoch auch in den

seitlichen Bereichen auf der Laufebene nicht wesentlich beeinträchtigt. Der Beginn des Schreitens mußte miterfaßt werden, da gerade seine Anfangsphase den späteren Ablauf noch beeinflussen konnte.

Erwachsene Tauben wurden stets mit 24 Bildern/Sek. gefilmt; nur ausnahmsweise benutzte ich bei jüngeren Tieren eine Aufnahmefrequenz von 16 Bildern Sek. In den graphischen Darstellungen für den Ablauf der Bewegungen von Beinen und Rumpf sind die Zeiteinheiten und die entsprechende laufende Bilderzahl auf der Abszisse abgetragen (Abb. 2). Die Bewegung des Kopfes relativ zum Rumpf, d.h. die jeweilige Körperlänge (Abb. 2, Kurve c) und die Bewegung der Beine relativ zum Körperende (Kurven d und e) sind mit einer Ausnahme (Abb. 35) stets über derselben Nullinie eingezeichnet. Bei erwachsenen Tauben wählte ich außerdem bei der Darstellung sämtlicher Kurvenzüge den gleichen Maßstab für die gemessenen Strecken. Auf diese Weise lassen sich die einzelnen Bewegungen sehr leicht quantitativ vergleichen. Ausgewertet wurden mehr als 20 000 Filmbilder; ungefähr die gleiche Anzahl von Bildern diente zur Kontrolle und zur Analyse von anderen Bewegungsabläufen, die nicht die Lokomotion betrafen, z.B. Kopfbewegungen mit koordiniert dazu ablaufenden Bewegungen der Augenlider. Die hier abgebildeten Filmszenen stellen meist nur die wichtigsten Ausschnitte aus länger dauernden Bewegungsmustern dar und sind in der Regel von parallaktisch bedingten Verkürzungen frei.

Außer Aufnahmefehlern, die beim Schwenken der Kamera in den seitlichen Bereichen des Laufstegs entstehen, sind beim Auswerten der Filmbilder auch Meßfehler zu berücksichtigen. Beim normalen Schreiten liegen diese bei etwa $\pm$ 0,5 mm. Während der langsamen Phasen der Kopf- und Beinbewegungen sind sie noch kleiner, auch bei höheren Geschwindigkeiten. Allerdings wird mit steigendem Schrittempo die Ungenauigkeit in den schnellen Phasen der Bewegungen größer: Beim Vorstoßen des Kopfes oder Nachvornführen des Schwungbeines beträgt der Fehler bei der höchsten Geschwindigkeit $\pm$ 2 mm. Die für die Ermittlung der Koaktionslagen bedeutsamen Bewegungsphasen laufen jedoch weiterhin mit geringerer Geschwindigkeit ab, so daß sich hierbei die Zunahme des Meßfehlers nicht bemerkbar macht.

C. BEFUNDE

I. Bewegungsformen erwachsener Tauben beim freien Schreiten

1. Gleichmäßige Schreitbewegungen

Zu Beginn des Schreitens bewegt sich der Körper mit zunehmender Geschwindigkeit voran. Die Beine können während dieser ersten sichtbaren Bewegung noch relativ weit vorn sein oder auch ein beträchtliches Stück weiter caudal, so daß die Läufe dann fast senkrecht zur Unterlage stehen. Sobald sich der Körper eben sichtbar bewegt, rückt oft der Kopf innerhalb von etwa 1/5 Sek. in der Medianebene des Rumpfes mit der Schnabelspitze voran nach vorn. Der Körper bewegt sich kontinuierlich weiter. Schließlich hebt das dem Körperende näher stehende Bein mit den Zehen von der Unterlage ab und leitet damit den ersten Schritt ein. Bei Haushühnern verläuft der Beginn des Schreitens ganz ähnlich (BANGERT 1960).

Dasselbe Tier kann sich zu einem anderen Zeitpunkt beim Start auch anders verhalten. Der Körper bewegt sich ebenfalls mit zunehmender Geschwindigkeit vorwärts. Der Kopf steht jedoch jetzt im Raum still; relativ zum Rumpf bewegt er sich also nach hinten. In diesem Falle geht dem Abheben des Beines keine "Initialschwingung" des Kopfes voran; er verharrt auch beim Nachvornführen des Schwungbeines weiterhin in absoluter Ruhe. Für das Auge besteht B l i c k f e l d k o n s t a n z , d.h. die scheinbare Objektbewegung von vorn nach hinten wird auf ein Mindestmaß herabgesetzt.

Abb. 2 zeigt den weiteren Verlauf der Bewegungen von Kopf, Beinen und Rumpf. Die Taube schreitet relativ langsam. Die Bewegungen des Kopfes relativ zum Körper (Kurve c), also die Veränderungen der Körperlänge, und die Bewegungen beider Beine (Kurven d und e) lassen ein auffälliges Zusammenspiel erkennen. Das linke Bein (e) ist anfangs noch frei. Das rechte Bein (d) ruht zur selben Zeit relativ weit hinten am Körper mit den Zehen auf der Unterlage und bewegt sich fortlaufend schwanzwärts. Der Kopf bleibt zunächst noch in absoluter Ruhe (b), bewegt sich also relativ zum vorrückenden Körper nach hinten (c). Im zweiten Meßpunkt wird das linke Bein auf die Unter-

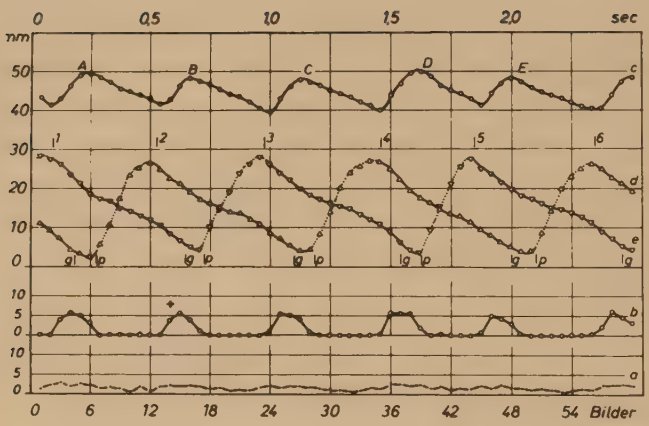

Abb. 2. Langsame Schritte einer erwachsenen Taube; Kopf- und Beinbewegungen sind absolut koordiniert. Kurve a (•—•—•): geradlinige Bewegung des Körpers jeweils in 1/24 Sek.; b (o—o—o): ebenso für den Kopf; c (o—o—o): die Bewegungen des Kopfes relativ zum Körperende mit den Schwingungen A bis E. d (△—△): Bewegungen des rechten, e (▽—▽): des linken Beines; Stemmphasen ausgezogen, das Nachvornschwingen punktiert. An d und e bezeichnen die Zahlen 1 bis 6 das Aufsetzen der Zehen, g das Abheben des Zehengrundgelenkes, p der Phalangen; in b markiert + den Abschlag des Oberlides

lage gesetzt. Im selben Moment schwingt der Kopf gegenüber dem Körper mit etwa gleichbleibender Geschwindigkeit nach vorn. Nach 4/24 Sek. hat die Schnabelspitze die maximale Entfernung zum Körperende erreicht. Relativ zur ruhenden Umgebung bewegt sich der Kopf (b) zuerst schnell voran; dann nimmt seine Geschwindigkeit ab. Inzwischen heben in g die Hinterzehe und das Zehengrundgelenk des rechten Beines (d) ab; die vorderen Phalangen sind gespreizt und berühren mit den distalen Gliedern die Unterlage. Diese werden jetzt immer mehr von der Unterlage abgerollt, bis das rechte Bein in p vollends die Unterlage verläßt. Der Lauf des Schwungbeines wird jetzt zunehmend angehoben und am Standbein, dicht unter dem Bauchgefieder vorbeigeführt; danach liegt er etwa horizontal. Zu diesem Zeitpunkt werden die vorderen Zehen gestreckt und gleichzeitig gespreizt. Der Lauf wird wieder abwärts bewegt und ist kurz vor dem Aufsetzen (in (2) zwischen den Bildern 12 und 13) am weitesten vom Körperende entfernt. Der Kopf hatte kurz vor dem Abheben der Zehen die Bewegung relativ zur ruhenden Umgebung eingestellt. Während er, mit der Schnabelspitze in der Bewegungsrichtung orientiert, für 7/24 Sek. in völliger Ruhe verweilt (b) bewegt er sich relativ zum Körper (c) mit derselben Geschwindigkeit schwanzwärts, mit der das Standbein (e) den Körper vorwärts stemmt. Am Ende der "Pause" in der Absolutbewegung des Kopfes ist die Entfernung zwischen Schnabelspitze und Körperende am kleinsten (Bild 13). Der Hals ist eingezogen und der Kopf liegt über dem Vorderkörper (vgl. Abb. 1). Die hier beschriebene Bewegungsfolge nenne ich ein S c h r i t t i n t e r v a l l; diese B e w e g u n g s e i n h e i t grenzt sich von der vorhergehenden und der nachfolgenden durch das zeitlich und räumlich aufeinanderfolgende Aufsetzen der Beine ab.

Für den weiteren Vergleich der Kopf-, Bein- und Körperbewegungen soll sie hinfort als einfachste und übersichtlichste Bezugsgröße dienen. Es wird sich später zeigen, daß eine solche Aufgliederung der Schreitbewegungen sinnvoll ist und dem tatsächlichen Geschehen entspricht.

In Abb. 2 wird unmittelbar nach dem Aufsetzen des rechten Beines (Kurve d. in 2) eine erneute Vorwärtsbewegung des Kopfes gegenüber dem Körperende eingeleitet (c). Dann bewegt sich der Kopf in der zweiten Phase der Schwingung erneut schwanzwärts. Während die Bewegung des Kopfes relativ zum

ruhenden Hintergrund wieder abnimmt, hebt das linke Bein (e) zunächst in der Hinterzehe und im Zehengrundgelenkt (g) vom Boden ab. Die vorderen Zehen werden über die distalen Glieder abgerollt und werden frei. Der Kopf hat seine Bewegungsphase abgeschlossen und bleibt für 6 /24 Sek. in absoluter Ruhe (b). Das linke Bein wird dicht unter dem Körper für 6/24 Sek. frei nach vorn geführt und setzt in 3 (Kurve e) auf. Das rechte Bein (d) hat inzwischen den Körper vorwärts befördert, während der Kopf sich in gleichem Maße relativ zum Rumpf (c) schwanzwärts bewegt hat. Kopf und Beine befinden sich wieder in derselben Position wie in 2. Damit ist das zweite Schrittintervall abgeschlossen.

Eine vergleichende Analyse der Kopf- und Beinwegungen ist erst möglich, wenn die zeitliche Abfolge der Rhythmen in übersichtlicher Form angegeben wird. Da es sich bei den Kopfbewegungen um ein e i n h e i t l i c h e s System handelt, können für die einzelnen Schwingungen unmittelbar die Frequenzen in Hz angegeben werden. Für die Bewegungen der Beine wäre das ebenfalls möglich, solange der Rhythmus nur eines Beines berücksichtigt wird (vgl. auch BANGERT 1960). Wie schon oben angedeutet, kann man aber eine Kopfschwingung nicht auf eine volle Schwingung eines jeden Beines beziehen, sondern auf die motorischen Vorgänge innerhalb nur eines Schrittintervalls, wobei sich die alternierenden Bewegungen beider Beine "überkreuzen". Wenn statt der Periodendauer die Frequenz der Kopfschwingungen in Hz angegeben wird, so ist die Frequenz der Schrittintervalle entsprechend I n t e r v a l l e /Sek. (weiterhin Int. /Sek.). Da die Bezugsgröße 1 Sek. ist, sind die Maßzahlen jedoch stets unmittelbar vergleichbar.

In Abb. 2 vollführt der Kopf innerhalb jedes Schrittintervalls eine volle Schwingung. Während der ersten drei Schwingungen A, B und C bewegt er sich mit 2,2 Hz, Schwingung D verläuft mit 2,4 Hz und E mit 2,1 Hz. Für die entsprechenden Schrittintervalle ergeben sich Frequenzen von 2,3-, 2,2-, 2-, 2,6- und 2 Int. /Sek. Der Körper (a) bewegt sich relativ gleichmäßig voran; es ist jedoch deutlich zu erkennen, daß während der geradlinigen Fortbewegung kleine, gesetzmäßige Veränderungen auftreten: Etwa von dem Zeitpunkt ab, indem das Schwungbein sich am Standbein vorbeibewegt, wird die Körpergeschwindigkeit zunehmend erhöht und nimmt dann wieder kontinuierlich ab

bis in die freie Phase des anderen Beines hinein. Die Maximalgeschwindigkeiten in den Schrittintervallen mit höheren Frequenzen (zwischen den Aufsetzpunkten 1 und 2 bzw. 4 und 5) liegen etwas höher als in den anderen Schrittintervallen. Die höchste Geschwindigkeit erreicht der Körper jeweils unmittelbar nach dem Aufsetzen eines jeden Beines. Beide Beine (d) und (e) schwingen in der dargestellten Schrittserie zwischen vorderem und hinterem Umkehrpunkt mit einer "Amplitude" zwischen 23 und 25 mm. Der minimale Abstand der Meßpunkte vom Körperende beträgt zwischen 2,5 und 4 mm, d.h. die Zehengrundgelenke erreichen vor dem Abheben nicht ganz das Körperende. Berücksichtigt man die Winkel, die die Längsachsen der Läufe mit der Unterlage nach hinten bilden, so findet man Werte zwischen 84° und 92°, in den meisten Fällen etwa 90°. Die freie Phase des Schwungbeines hält zwischen 5/24 Sek. und etwas mehr als 6/24 Sek. an. Unmittelbar, nachdem das Schwungbein den vorderen Umkehrpunkt erreicht hat, setzt es auf. Die Schwingungen des Kopfes (c) verlaufen relativ gleichförmig. Stets ist der aufsteigende Kurvenschenkel, der die Bewegung des Kopfes relativ zum Körper nach vorn darstellt, steiler, weil die Relativgeschwindigkeit höher als beim abfallenden ist. Nach Ablauf einer vollen Schwingung erreicht der Kopf am Ende eines jeden Schrittintervalls z.T. wieder dieselbe Position relativ zum Körperende, wie vor Beginn der Vorwärtsbewegung (Schwingung A, C und E). Nur in den Kopfbewegungen B und D sind die Differenzen zwischen den Minimalabständen zu Beginn und am Ende der Schwingungen etwas größer; sie betragen etwa 2 mm. Neben diesen Abweichungen ergeben sich auch Unterschiede in der Höhe der Gipfel (vgl. D und E).

Benachbarte Abschnitte aus der Kurve über die relative Stellung des Kopfes zum Körper lassen sich unmittelbar vergleichen. Um aber auch die Kopfschwingungen aus verschiedenen Schreitszenen vergleichen zu können, wird hinfort jeweils der Weg, den der Kopf bei einer Schwingung zwischen den beiden Extremlagen zurücklegt, in Prozent der kleinsten Körperlänge zu Beginn der entsprechenden Schwingung angegeben. Diese Größe heißt Q_s.

Im Beispiel Abb. 2 schwanken die Werte für Q_s zwischen 17 % und 25 %. Das Vorschwingen des Kopfes ist nach 3/24 Sek. (in B, C und E) oder 4/24 Sek. (A und D) beendet. Im wesentlichen wird also nur die absteigende Kurve von

den zeitlichen Veränderungen betroffen, die beim Wechsel der Schreitfrequenz auftreten (vgl. auch BANGERT 1960 p. 148). Die absolute Bewegung des Kopfes (Kurve b) ist jeweils auf kürzere Phasen von 4/24 Sek. oder 5/24 Sek. Dauer beschränkt. In einigen Fällen setzt sie schon kurz vor dem Aufsetzen des Schwungbeines ein, manchmal aber auch gleichzeitig oder sogar etwas später. Wenn das Schwungbein von der Unterlage (jeweils in p) abhebt, ist die Bewegung des Kopfes abgeschlossen. Die darauf folgenden Phasen absoluter Ruhe zeigen, daß eine Proportionalität zwischen ihrer Dauer und der Schreitfrequenz besteht. Im Schrittintervall von 4 zu 5 mit der raschesten Schrittfolge bleibt der Kopf für 5/24 Sek. unbewegt, bei niedrigeren Frequenzen dagegen für 6/24 Sek. z.T. sogar für 7/24 Sek.

Nicht immer schwingt der Kopf während des Schreitens genau in der Medianebene der Körpers. Sowohl im Käfig als auch vor der Kamera wenden die Tauben während einzelner Schritte den Kopf nach dieser oder jener Seite. Die Phasenbeziehung zwischen den Kopfbewegungen und dem Rhythmus beider Beine bleibt aber davon unberührt: Die Seitwärtswendungen überlagern sich lediglich den regulären Kopfbewegungen und treten während der Phasen auf, in denen sich der Kopf normalerweise in absoluter Ruhe befindet; offenbar werden also während des Schreitens auch die "willkürlichen" Bewegungen zu ganz bestimmten Zeiten blockiert.

Eine weitere Koordination zeigt sich in den synchron verlaufenden Kopf- und Lidbewegungen: Während des Schreitens geradeaus wird hin und wieder in unregelmäßigen zeitlichen Abständen das Oberlid über die Cornea gezogen, jedoch nur dann, wenn der Kopf sich relativ zur Umgebung bewegt. Das totale oder auch nur partielle Augenschließen tritt in der Regel in der Beschleunigungsphase auf (vgl. Abb. 2; Bild 14), und zwar auch bei seitlich orientierten Kopfschwingungen. Nickhautbewegungen, wie sie bei schreitenden Hühnern, Staren und Tauben der Gattung Columba unabhängig von Lidbewegungen auftreten (DUNLAP und MOWRER 1931), ließen sich bei der Filmbildanalyse nicht feststellen. Wie weitere Beobachtungen zeigen, ist die Nickhaut bei Lachtauben wesentlich hyaliner als bei Hühnern; zudem verläuft ihre Bewegung selbst bei ruhendem Kopf sehr schnell, so daß sie bei einer Aufnahmefrequenz von 24 Bildern/Sek. und einem Kameraabstand von 1,8 m

kaum erfaßt werden kann.

Vor der Kamera schreiten die Tiere meist schneller (Abb. 3) als mit Frequenzen von etwa 2 Int./Sek. Die Schrittfolge verläuft in diesem Beispiel mit etwa 3 Int./Sek. Die Pendelbewegungen des Kopfes (Kurve c) lassen sich ähnlich wie in Abb. 2 den Bewegungen beider Beine zuordnen. Auf jedes Schrittintervall entfällt also eine vollständige Schwingung des Kopfes; die Rhythmen sind somit absolut koordiniert wie in Abb. 2. Die von beiden Beinen zwischen vorderem und hinterem Umkehrpunkt am Rumpf zurückgelegten Strecken liegen zwischen 26 und 28 mm, sind also im Vergleich zu denen in Abb. 2 um ungefähr 3 mm länger. Diese Erhöhung kommt auf zweierlei Weise zustande: Einmal werden die Beine, bevor die Phalangen abheben, weiter schwanzwärts bewegt - der Winkel zwischen Lauf und Unterlage beträgt 102^{o} bis 105^{o}; außerdem wird das Schwungbein in der freien Phase etwas weiter nach vorn geführt als in Abb. 2. Zusätzlich erhöht sich auch die Geschwindigkeit; das Nachvornholen dauert jetzt 5/24 Sek. Kurve a für die Bewegung des Körpers verläuft in fast jedem Meßpunkt auf einem höheren Niveau als bei Frequenzen von etwa 2 Int./Sek.
Die Geschwindigkeit steigt auch hier im letzten Drittel der freien Phase des Schwungbeines an, und vermindert sich dann langsam. Unmittelbar nach Aufsetzen eines jeden Beines ist sie am höchsten.

Die Kurve für die Bewegung des Kopfes relativ zum Rumpf (c), verläuft jetzt fast sinusförmig; doch ist stets die Zeitdauer der Vorwärtsbewegung mit 3/24 Sek. kürzer als für das Nachhintenpendeln. Im Vergleich zu Abb. 2 haben sich auch die Q_s-Werte in den Schwingungen A, C und D verändert. Sie liegen zwischen 27 % und 30 %, ausnahmsweise bei 24 % (B). Beim Aufsetzen des Schwungbeines befindet sich der Kopf wieder in etwa der gleichen Lage relativ zum Körperende wie zu Beginn der einzelnen Schwingungen (vgl. besonders B, C und D).

Bisher wurden für die Betrachtung der Bewegungsabläufe Spezialfälle herangezogen. Sowohl in Abb. 2 als auch in Abb. 3 bewegte sich die Taube relativ gleichmäßig voran, wenn auch die Schreitfrequenz in letzterem Beispiel höher lag. Es waren aber auch Übergangsformen zwischen lang-

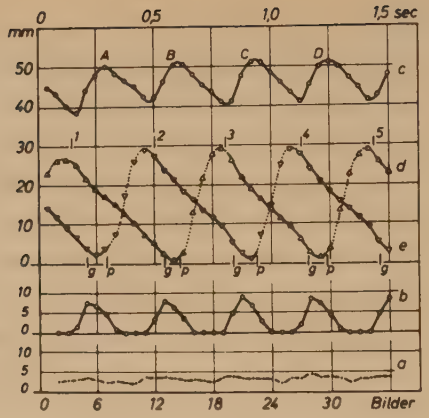

Abb. 3. Schnellere Schritte einer erwachsenen Taube bei Frequenzen zwischen 2,9- und 3,3 Int./Sek. Kopf- und Beinbewegungen sind absolut koordiniert

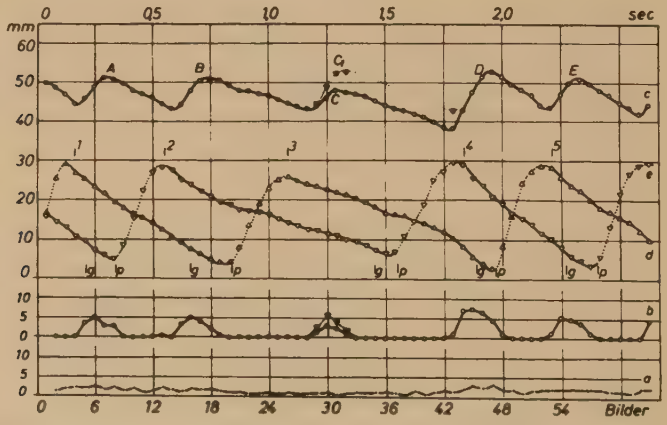

Abb. 4. Schreiten einer erwachsenen Taube mit wechselnder Schrittfolge bei Frequenzen von 1,3- bis 2,8 Int./Sek.; absolut koordinierte Kopf- und Beinbewegungen. Schwingung C führt den Kopf weiter schwanzwärts als die benachbarten Schwingungen; Schwingung C_1 (▼····▼) wurde konstruiert. Näheres im Text

samen und schnellen Beinbewegungen zu erwarten, besonders zu Beginn des Schreitens.

2. Langsame und wechselnde Schrittfolgen

In Abb. 4 ist der erste Schritt mit 2,6 Int./Sek. noch relativ schnell; dann schreitet das Tier bis Bild 44 wesentlich langsamer mit 1,8 - und 1,3 Int./Sek. Schließlich wird die Geschwindigkeit der Beinbewegungen wieder auf 2,8 - und 2,3 Int./Sek. erhöht. In jedem Schrittintervall macht der Kopf am Körper eine Schwingung (Kurve c); die Kopf- und Beinrhythmen sind also absolut koordiniert. Bei genauer Betrachtung erkennt man, daß sich die Schwingung B noch in das dritte Schrittintervall hineinzieht. Dem zweiten Schrittintervall sind als0 6/7 der entsprechenden Periode zuzuordnen. An dieser Stelle sei kurz angedeutet, daß es sich hierbei durchaus um eine Gesetzmäßigkeit handelt: Je langsamer die Beine sich bewegen, desto später setzt die "synchronisierte "Kopfschwingung ein. Sämtliche Kopfschwingungen (c) verlaufen im aufsteigenden Teil steiler als im abfallenden. Nach Ablauf der Schwingungen A, B und E hat der Kopf annähernd das gleiche Niveau wie zu Beginn. Die Kopfbewegungen C und D verlaufen dagegen abweichend: Im Schrittintervall zwischen 3 und 4 läuft die Schwingung C offenbar bei viel zu kleiner Amplitude ab, um den Kopf wieder in die Ausgangslage zurückführen zu können; diese wird aber nach Ablauf der Schwingung D wieder erreicht. Der Körper (a) bewegt sich im ganzen relativ gleichförmig, besonders während des langsamen Schreitens. Bei schnelleren Schritten zeigt die Kurve eine höhere Durchschnittsgeschwindigkeit als bei langsamen Schritten. Bemerkenswert ist, daß bei starker V e r ä n d e r u n g der Körpergeschwindigkeit nach oben oder nach unten die entsprechenden Beinbewegungen stets dann eingeleitet werden, wenn das eine Bein frei nach vorn geführt wird (vgl. Abb. 4; Bilder 22 bzw. 42).

Die Bewegung des Kopfes relativ zur ruhenden Streifenwand (Kurve b) erfolgt jeweils innerhalb von 4/24 Sek. bis 6/24 Sek. Bei höheren Schreitfrequenzen beginnt die Absolutbewegung des Kopfes z.T. schon vor dem Aufsetzen des Schwungbeines. Zwischen zwei Bewegungsphasen verharrt der Kopf in absoluter Ruhe; die Entfernung zwischen Schnabelspitze und Körperende (c) wird kontinuierlich geringer.

Die bisherigen Beispiele erfaßten Bewegungen von Kopf und Beinen innerhalb eines Frequenzbereiches zwischen 3,3- und 1,3 Int./Sek (für die Beinbewegungen). Die Schwingungen des Kopfes relativ zum Körper verliefen bis auf eine Ausnahme regelmäßig. Unabhängig von der Schreitfrequenz, soweit sie nicht unter 1,7 Int./Sek. lag, stand der Kopf nach Ablauf einer jeden Schwingung in seinem hinteren Umkehrpunkt ziemlich genau wieder dort wo er zu Beginn des Vorpendelns war. Bei noch geringeren Frequenzen kann jedoch diese Beziehung nicht eingehalten werden; der Kopf bewegt sich relativ zum Körper wesentlich weiter schwanzwärts (Schwingung C in Abb. 4).

II. Analyse der Kopf- und Beinbewegungen

Noch bei Schreitfrequenzen von etwa 1,2 Int./Sek. bewegte sich der Körper der Lachtauben gleichmäßig voran. Vergleichbar langsame Schritt f o l g e n, d.h. mehrere Schritte bei gleicher Frequenz, konnten in den Filmbildern allerdings erst bei etwa 1,35 Int./Sek. beobachtet werden.

1. Zeitdauer des Kopfvorschwingens

Eine Besonderheit der bisher beschriebenen Schreitbewegungen war der angenähert zeitkonstante Verlauf des K o p f v o r s c h w i n g e n s (Abbildungen 2, 3 und 4; Kurvenzüge c). Abb. 5 zeigt wie die Zeitdauer dieser schnellen Phase von der Schreitfrequenz abhängt. Kurve a in Abb. 5 bezieht sich auf das Versuchstier, dessen Bewegungen in Abb. 2, Abb. 3 und Abb. 4 dargestellt waren, der Kurvenzug d auf ein anderes Tier. In Kurve a verringert sich mit steigendem Schrittempo im Frequenzbereich zwischen 1,6- und 3,6 Int./Sek. die Dauer des Vorpendelns nur allmählich um etwa 1/24 Sek. Der Kurvenzug d verläuft grundsätzlich vergleichbar. Im Frequenzbereich zwischen 1,8- und 4,2 Int./Sek. verkürzt sich die durchschnittliche Vorschwingzeit mit steigendem Schrittempo stärker als bei a. Auch andere Tiere zeigen ähnliche individuelle Unterschiede, die sich jedoch den Typen a und d zuordnen lassen. Bei Schrittfolgen mit weniger als 1,6 Int./Sek. schwingt der Kopf in nur wenig kürzerer Zeit vor als bei mittlerem Schrittempo (Kurve a).

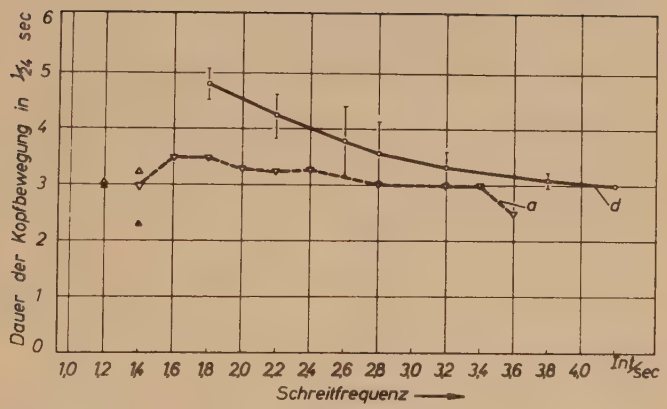

Abb. 5. Dauer des Kopfvorschwingens relativ zum Rumpf (Ordinate) bei steigender Schreitfrequenz (Abszisse) von zwei Tieren a(▽- -▽) und d (o——o) während absoluter Koordination. Der Kopf führt eine Zweitschwingung (Zwischenschlag) aus: △ Dauer des Vorpendelns in der 1. Schwingung, ▲ ebenso im Zwischenschlag.

Die Streuungen in Kurve d wurden nach $S_{\bar{x}} = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^{n}\left(x_i - \bar{x}\right)^2}{n-1}}$ berechnet.

2. Der räumliche Verlauf der Kopfschwingungen

Mit stärker wechselndem Schrittempo verändert sich in den meisten Fällen auch die Amplitude der Kopfschwingungen (vgl. Abb. 2 und 3). Wie Abb. 6 zeigt, erhöhen sich die Q_s-Werte mit steigender Schreitfrequenz. Dabei bleibt jedoch der Abstand Kopf-Körperende in der äußersten Nackenlage bei wechselnden Schrittgeschwindigkeiten fast immer gleich; der Kopf schwingt also aus dieser Ausgangsstellung bei verschiedenen Schreitfrequenzen verschieden weit nach vorn. Besonders deutlich ist diese Veränderung der Amplitude im frequenzgekoppelten Kopfrhythmus, wenn man langsame (etwa 2 Int./Sek.) und schnellere (3 Int./Sek. und mehr) Schritte miteinander vergleicht. Von 2,6 Int./Sek. aufwärts unterscheiden sich die Mittelwerte z.T. kaum noch; doch liefern extrem schnelle Schritte vereinzelt hohe Q_s-Werte, die beim langsameren Schreiten n i e auftreten.

3. Die absolute Bewegung des Kopfes

Im Verlauf eines jeden einzelnen Schrittes wird der Kopf zunächst schnell ein Stück nach vorn bewegt; anschließend verharrt er für bestimmte Zeit am Ort (Blickfeldkonstanz).

In Abb. 7 ist für drei Tauben die Dauer der absoluten Kopfbewegung in Abhängigkeit von der Schreitfrequenz dargestellt. Kurve a zeigt die Verhältnisse für dasselbe Tier, dessen Kopfschwingungen in Abb. 5 (Kurve a) analysiert wurden. Die mittlere Dauer für die absolute Bewegung des Kopfes im Frequenzbereich von 1,6- zu 3,6 Int./Sek. schwankt zwischen 4/24 Sek. und 5/24 Sek.; bei 1,4 Int./Sek. hält die absolute Bewegung etwas kürzer an. Die Werte für ein anderes Tier (Kurve d) liegen stets höher; allerdings verkürzt sich mit zunehmendem Schrittempo die Dauer der absoluten Kopfbewegung. Ähnlich verläuft die Kurve c für ein drittes Tier. Eine Gegenüberstellung der Abbildungen 5 und 7 zeigt, daß sich die Lagen der Kurven a und d zueinander nur unwesentlich unterscheiden. Beide Kurvenzüge der Abb. 7 sind im Vergleich zu den entsprechenden der Abb. 5 um etwa eine Zeiteinheit nach oben verschoben.

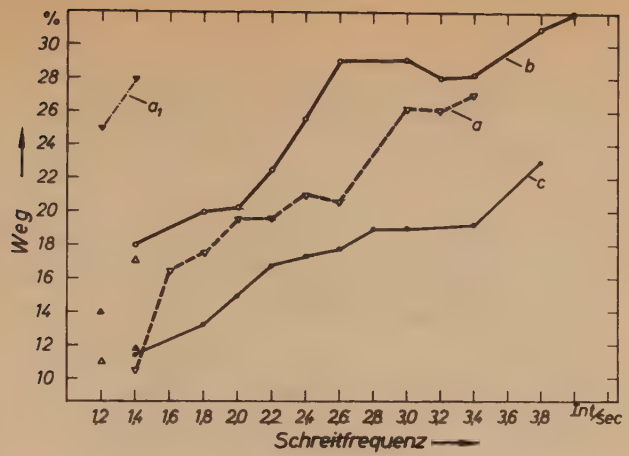

Abb. 6. Weg des vorschwingenden Kopfes in % der kleinsten Körperlänge zu Beginn der entsprechenden Schwingung (= Q_s-Werte; Ordinate) von 3 Tauben a, b und c bei absoluter Koordination. Im Schrittintervall läuft ein Zwischenschlag ab: △ Weg (in %) für die ersten Schwingungen, ▲ für die Zwischenschläge; a_1 (▼---▼) der Zwischenschlag wurde der 1. Schwingung superponiert (konstruierte Schwingungen; vgl. Abb. 9). Abszisse: Schreitfrequenz in Int./Sek.

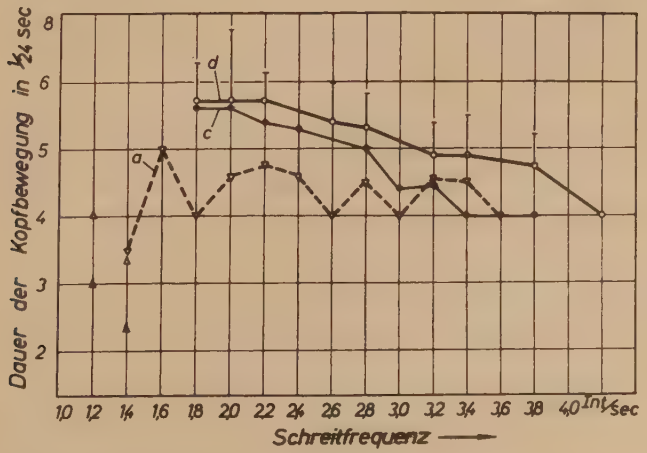

Abb. 7. Dauer der absoluten Kopfbewegung während einer Schwingung (Ordinate) bei drei Tauben a, c und d während absoluter Koordination. Der Kopf führt im Schrittintervall einen Zwischenschlag aus: △ Dauer der 1. Kopfschwingung, ▲ die des Zwischenschlages (vgl. Abb. 5). Abszisse: Schreitfrequenz in Int./Sek.

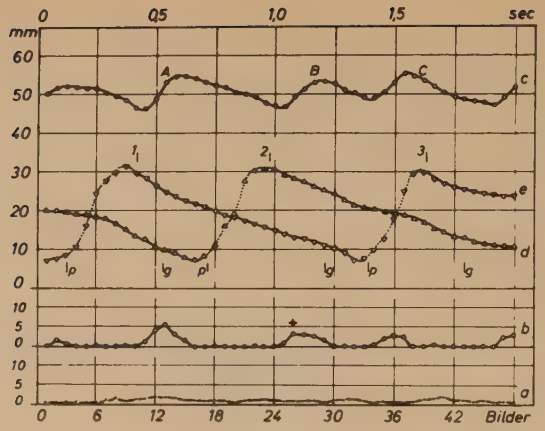

Abb. 8. Schreiten einer erwachsenen Taube bei Frequenzen von 1,8- und 1,6 Int./Sek.; "freie" Kopfschwingungen in B und C. + an Kurve b: Abschlag des Oberlides

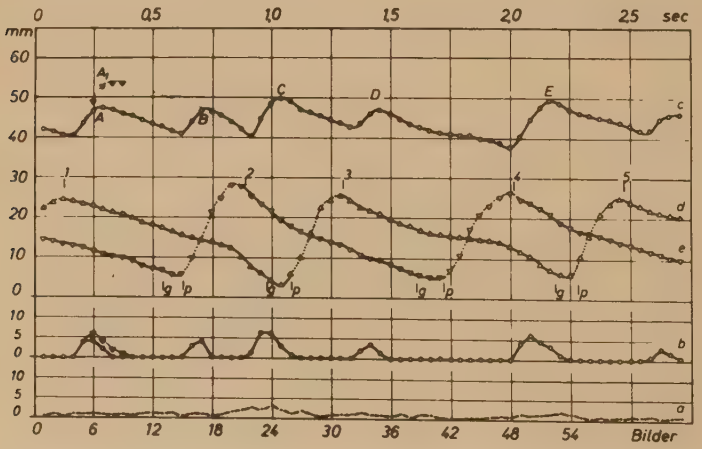

Abb. 9. Schreitbewegungen bei wechselnder Schrittfolge. Relative Koordination im 1. Schrittintervall: Kopfschwingung B läuft als Zwischenschlag ab; anschließend sind Kopf- und Beinbewegungen absolut koordiniert. Schwingung A_1 ist durch Überlagerung von Schwingung B auf A konstruiert. Näheres im Text

4. Der Einfluß der Schreitaktivität auf die Kopfschwingungen

Auch bei langsamen Schritten mit 1,4- und 1,6 Int./Sek. weicht das Vorschwingen des Kopfes kaum von der Norm ab (vgl. Abb. 5, 6 und Abb. 7); das R ü c k s c h w i n g e n des Kopfes am Rumpf bei geringem Schritttempo paßt sich jedoch nicht dem bisher erörterten Bewegungsablauf an: So steht der Kopf in Abb. 4 nach Ablauf der Schwingung C wesentlich weiter hinten als in den benachbarten Schwingungen. Sollte der Kopf im Verlauf der Rückwärtsbewegung am Körper wieder auf das "normale Niveau" einpendeln wie in den benachbarten Schwingungen, so müßte er sich gemäß der konstruierten Schwingung $C_1(Q_s = 23\ \%)$ bewegen. Die Tauben führen jedoch auf andere Weise den Kopf am Ende des Schrittintervalls wieder in die Ausgangslage zurück, nämlich durch das Einschalten von "Zwischenschlägen"[1]. Nur in einem Fall (Abb. 8; Gipfel B und C konnten zwei "freie" Schwingungen registriert werden (vgl. auch v. HOLST 1938 a).

Bei Lachtauben scheint demnach die Koppelung zwischen Bein- und Kopfbewegungen (als absolute bzw. relative Koordination) auch bei niedrigeren Schrittfrequenzen wirksamer zu sein als bei Hühnern, bei denen "freie" Kopfschwingungen häufiger auftreten (vgl. auch BANGERT 1960). Abb. 9 zeigt einen Zwischenschlag (B) in der Kurve C für die Kopfschwingungen: Die Schreitfrequenz im ersten Schrittintervall liegt etwas über 1,3 Int./Sek. Bei Frequenzen um 1,3 Int./Sek. treten Zwischenschläge stets auf; zwischen 1,3- und 1,5 Int./Sek. fehlen sie z.T. (Abb. 9; Schrittintervall zwischen den Marken 3 und 4). Bei noch höherem Schrittempo schwingt der Kopf bei jedem Schritt jeweils nur einmal. Die Zwischenschläge erfüllen in jedem Fall die Bedingungen, unter denen die regulären Kopfbewegungen ablaufen:

1. Nach Ablauf dieser zusätzlichen Schwingung steht der Kopf relativ zum Rumpf wieder in etwa der gleichen Lage wie zu Beginn des Schrittintervalls.
2. Die Kopfschwingung im folgenden Schrittintervall be-

---

[1] In der Fischflossenbewegung treten zunächst Zwischenschläge im abhängigen System auf, wenn ein langsamer Rhythmus einen wesentlich schneller arbeitenden durch Magnetwirkung in absolute Koordination zu bringen versucht (v. HOLST 1938 a).

ginnt beim Aufsetzen des Schwungbeines.

3. Die Amplituden der Schwingungen A und B in Abb. 9 werden vom Schrittempo bestimmt. In A liegt der Q_s-Wert bei 17 %, in B bei etwa 14 %. Der Mittelwert aus mehreren Erstschwingungen (entsprechend A in Abb. 9) liegt für 1,4 Int./Sek. bei 17 %; der aus den Zwischenschlägen bei 12 %. Bei einer Frequenz von etwa 1,2 Int./Sek. sind die entsprechenden Werte 11 % bzw. 14 % (vgl. Abb. 6).

4. Die Dauer für das Vorschwingen des Kopfes am Körper in jeder der beiden Einzelschwingungen bei einem Schritttempo von 1,4 Int./Sek. unterscheidet sich kaum von der Dauer der einen Kopfschwingung (bei absoluter Koordination) bei derselben Frequenz (vgl. Abb. 5). Für die Einzelgipfel der Doppelschwingung bei 1,2 Int./Sek. liegen die Werte durchaus ebenfalls im Bereich der ausgezogenen Kurve a. In ähnlicher Weise lassen sich auch bei der Bewegung des Kopfes relativ zur Streifenwand die regulären Schwingungen mit den Erst- bzw. Zweitgipfeln eines Schwingungspaares in ihrer Zeitdauer vergleichen (Abb. 7). In Abb. 4 führt die konstruierte Schwingung C_1 den Kopf wieder in die Ausgangslage zurück. Dabei wurden die oben erörterten Z e i t v e r h ä l t n i s s e berücksichtigt. Der Q_s-Wert des konstruierten Gipfels liegt bei 23 %. In Abb. 9 wurde die zweite Schwingung dem ersten Gipfel so überlagert, daß die Dauer des Vorschwingens sich nur unwesentlich veränderte; die Lage des Kopfes relativ zum Körper, während das Schwungbein in 2 aufsetzt, bleibt dabei unverändert. Der Q_s-Wert des errechneten Gipfels A_1 liegt bei 30 %; der Mittelwert aus mehreren auf diese Art konstruierten Gipfeln liegt für 1,4 Int./Sek. bei 28 %, für 1,2 Int./Sek. bei 25 % (Abb. 6; Kurve a_1).

Während des langsamen Schreitens kann also bei Berücksichtigung der räumlichen Beziehung einzig und allein ein "Zwischenschlag" den Kopf wieder in

die Ausgangsstellung zurückführen. Eine Kopfschwingung allein würde in dieser Hinsicht eine wesentlich größere Amplitude erfordern; diese kann aber, wohl infolge der funktionellen Verknüpfung zwischen Kopfbewegung und allgemeiner lokomotorischer Aktivität, nicht erreicht werden. Als zweite Möglichkeit bliebe noch eine Verlängerung der Dauer des Vorpendelns bei gleichzeitiger Reduktion der Amplitude. Dieser Fall ist aber ebenfalls n i e realisiert. Das Vorschwingen des Kopfes verläuft bei einigen Tieren relativ zeitkonstant, während bei anderen Tauben wohl eine stärkere Abhängigkeit von der Schreitfrequenz zu beobachten ist, die aber gleichfalls keine größeren Abweichungen zuläßt.

Bei niedrigen Schreitfrequenzen sollte man erwarten, daß die Kopfbewegung infolge der zeitlich gedehnten Beinschwingungen in Eigenrhythmik übergeht, sofern eine solche während des Schreitens überhaupt besteht. Allerdings könnte diese nur sichtbar werden, wenn die Eigenfrequenz relativ hoch ist. Es läßt sich jedoch zeigen, daß selbst bei langsamen Schritten die Koaktionslagen zwischen Kopf- und Beinbewegungen in gewisser Weise erhalten bleiben: Mehrere "freie" Schwingungen treten nur als Sonderfall auf, und selbst bei Schreitfrequenzen von etwa 1,4 Int./Sek. sind die Kopfschwingungen mit dem Beinrhythmus zeitweise absolut synchronisiert. Pendelt der Kopf im Verlauf eines Schrittes ein zweites Mal, so folgt diese Bewegung in unterschiedlichem Abstand auf die erste und ist abgelaufen, wenn das Schwungbein aufsetzt. Rhythmen konstanter Eigenfrequenz, die bei höherem Schritttempo lediglich durch Fremdeinwirkung moduliert sein könnten, lassen sich auch bei langsamen Schritten nicht feststellen (vgl. aber v. HOLST 1936 b).

In diesem Zusammenhang sei auf Abb. 10 verwiesen. Dargestellt sind für zwei Tiere die realen Wegstrecken (in cm), die bei verschiedenen Schreitfrequenzen jeweils während eines Einzelschrittes zurückgelegt werden. Abgesehen von Schwankungen im Verlauf der Kurven wird mit zunehmender Schreitfrequenz die Wegstrecke, die der Körper im Schrittintervall zurücklegt, allmählich größer. Diese geringe Zunahme ist auf eine Erhöhung der Schrittamplitude zurückzuführen. Allerdings kann auch bei sehr langsamen Schritten das Schwungbein u.U. weit nach vorn geführt werden. Aus der Abb. 10 können außerdem die Geschwindigkeiten für die Körperbewegung abgeleitet

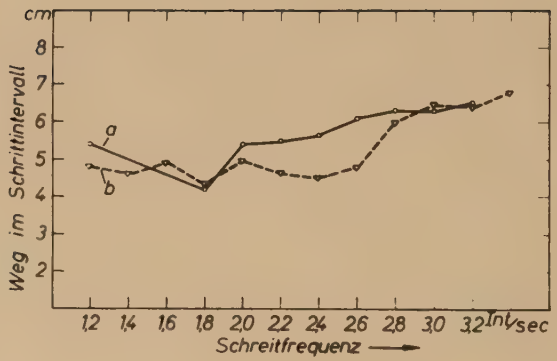

Abb. 10. Im Schrittintervall zurückgelegter Weg (Ordinate) für zwei Tauben a und b. Abszisse: Schreitfrequenz in Int./Sek.

werden. Für 2 Int./Sek. liegen sie bei 10 cm/Sek., für 3 Int./Sek. bei etwa 19 cm/Sek. Mit sinkender Schreitfrequenz bewegt sich auch der Körper langsamer voran. Die Bewegung des Körpers kann, mit gewissen Einschränkungen, als sichtbares Äquivalent der motorischen Aktivität angesehen werden. Vermutlich erhält die Halsmuskulatur in gleicher Weise eine Kopie vom momentanen Erregungszustand im ZNS wie der für die Beinrhythmik verantwortliche lumbo-sacrale Anteil des Rückenmarkes (vgl. ten CATE 1960 und 1962). Bei Schreitfrequenzen zwischen 1,7- und 4,5 Int./Sek. (den höchsten erfaßten Werten) erarbeitet das System eine Proportionalität zwischen den Bewegungen des Kopfes und denen des Körpers: Der Kopf schwingt bei absoluter Koordination innerhalb von 3/24 Sek. bis 5/24 Sek. (ganz vereinzelt 6/24 Sek.) am Körper soweit nach vorn, daß er am Ende des Schrittintervalls beim Aufsetzen des Schwungbeines relativ zum Körperende wieder in etwa der gleichen Position steht wie zu Beginn des Vorschwingens. Bei Frequenzen von weniger als 1,7 Int./Sek. ist offenbar das jeweilige momentane Erregungsniveau im Verhältnis zur im Schrittintervall zurückgelegten Wegstrecke zu niedrig, um den Kopf nach Ablauf einer Schwingung wieder in die Ausgangslage zurückbringen zu können. Der Kopf bewegt sich innerhalb eines Schrittintervalls entweder nur einmal am Rumpf nach vorn und pendelt dann besonders weit schwanzwärts; oder es laufen zwei Schwingungen ab, wobei die zeitlichen und räumlichen Bedingungen doch dem Schrittempo entsprechend eingehalten werden.

III. Das Schreiten im Käfig

Zum Vergleich mit der Bewegungsweise der Tiere in Aufnahmebedingungen beobachtete ich das freie Schreiten erwachsener Tauben in ihrer gewohnten Käfig-Umgebung. Meist saßen in einem Käfig zwei Tauben (ein Brutpaar) oder vier (Brutpaar mit den beiden Jungen). Während der Beobachtungen stoppte ich die Schreitfrequenzen von 15 Tieren, wobei ich jeweils die durchschnittliche Dauer von zwei bis drei möglichst gleichmäßigen Schrittintervallen bestimmte. Die gestoppten Schrittfolgen wurden der errechneten Frequenz entsprechend zu Gruppen zusammengefaßt. Die erste Gruppe umfaßte

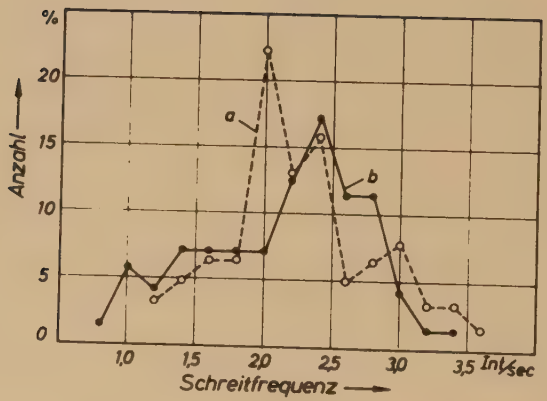

Abb. 11. Frequenzverteilung gestoppter Schrittfolgen für 2 Tauben a(n=63) und b(n=70). Ordinate: Anzahl der Schrittfolgen in % der Gesamtzahl; Abszisse: Schreitfrequenz in Int. /Sek.

die Schritte bei Frequenzen zwischen 0,9 und 1,1 Int./Sek., die zweite die zwischen 1,1 und 1,3 Int./Sek. usw. (vgl. auch BANGERT 1960). Abb. 11 gibt die Verteilung der gestoppten Schrittfolgen für zwei Tiere wieder. Langsame, kontinuierliche Fortbewegung setzt bei Frequenzen von etwa 1 Int./Sek. ein. So langsam nähern sich die Tauben z.B. zögernd einem fremden Gegenstand. Der Kopf macht dabei fortwährend Zwischenschläge. Für die meisten Tiere ergibt sich eine eingipfelige Frequenzverteilung: Langsame Schritte zwischen 1,8 und 2,5 Int./Sek. werden bevorzugt. Vereinzelt kommt bei 3 Int./Sek. ein nochmaliger Anstieg im Kurvenbild dazu. Nur selten schreiten Lachtauben an einem Tag ausschließlich mit Frequenzen um 3 Int./Sek. Unter den Bedingungen des Filmens dagegen liefen die Versuchstiere relativ schnell mit Vorzugsfrequenzen im Bereich von 3 Int./Sek. Einzelne Tiere bewegten sich aber auch in dieser ungewohnten Umgebung relativ langsam voran, so daß die ermittelte Kurve zusätzlich bei 2 Int./Sek. einen Gipfel zeigte. Offenbar bieten Schreitgeschwindigkeit und die über die Koordination erzwungene Blickfeldkonstanz bei den Vorzugsfrequenzen ein optimales Zusammenspiel.

Bei langsamen Schritten wird oft den koordinationsgemäß verlaufenden Kopfschwingungen eine Peilbewegung überlagert; dabei wird der Kopf in eigenartiger Weise nach vorn aufwärts bewegt (vgl. auch DUNLAP und MOWRER 1931). Mit Frequenzen um 2 Int./Sek. schreiten die Tiere zum Futternapf oder auch im Käfig umher, ohne daß Beziehungen zu bestimmten Funktionskreisen deutlich werden. Hühner bevorzugen bei entsprechender Gangart Frequenzen um 2,2 Hz (BANGERT 1960). Hockt sich der Partner in eine Käfigecke und führt den "Nestruf" aus, so läuft die andere Taube mit etwa 3 Int./Sek. auf ihn zu. Mit derselben Bewegungsgeschwindigkeit nähern sich die Tauben einem Tier, das am Futternapf beschäftigt ist oder dem Sprungholz, um eine Ruhepause einzulegen. Die Beinbewegungen sind selbst beim langsamen Schreiten ziemlich gleichmäßig; nur in seltenen Fällen wird das Schwungbein zögernd nach vorn genommen; dann steht das Tier längere Zeit auf einem Bein, so wie es die Hühner häufig tun (vgl. BANGERT 1960). Lachtauben bleiben meist auf beiden Beinen stehen, wenn sie beim langsamen Schreiten auf die Umwelt achten. Vermutlich ist dieser Unterschied im Verhalten von Hühnern und Tauben z.T. auf die verschiedene Lage des Körper-

schwerpunktes relativ zu den Beinen zurückführen (vgl. auch STRESEMANN 1927/34).

Mehrmals am Tage wurden die Tiere besonders aktiv; alle liefen für einige Zeit hastig im Käfig am Gitter auf und ab, flatterten hin und her oder kletterten unter Flügelschlägen am Gitter empor. Während dieser Perioden starker motorischer Aktivität liefen die Tiere mit Schreitfrequenzen um 6 Int./Sek.; dabei schwang der Kopf noch ausgeprägt und stets koordiniert. Die höchsten im Film enthaltenen Frequenzen lagen bei 6,3 Int./Sk. Auch in diesem Fall waren die Pendelbewegungen des Kopfes mit den Beinbewegungen synchronisiert. Erwachsene Hühner bewegen bei Frequenzen von 3,6 bis 4 Hz den Kopf schon nicht mehr rhythmisch, sondern tragen ihn während des Schreitens unbewegt nach vorn gestreckt. Nach BANGERT (1960) sind für das Ausbleiben der Kopfschwingungen bei Hühnern vermutlich die "Trägheit des Kopfpendelzentrums" und "schlechtere zeitliche Auflösung im panoramischen Sehen" verantwortlich.

IV. Die Kompensation der retinalen Abbildverschiebungen

Während linearer Vorwärtsbewegung verschieben sich für beide Augen die retinalen Abbilder in temporal-nasaler Richtung. Bisher ist wohl kaum ein Fall bekannt, daß diese Abbildverschiebungen während der spontanen Lokomotion Kompensationsbewegungen der Augen oder der Augenträger auslösen können (vgl. v. HOLST und MITTELSTAEDT 1950).[2] Wenn man die Wanderung des Kopfes vor dem ruhenden Hintergrund untersucht, so zeigt sich, daß im Verlauf jedes einzelnen Schrittes bei Hühnern (BANGERT 1960) und bei Lachtauben Phasen stärkerer Bewegung gegenüber der Streifenwand mit solchen völliger Ruhe abwechseln. In Abb. 12 ist für zwei Tiere die Zeitdauer dieser Ruhephasen mit B l i c k f e l d k o n s t a n z in Abhängigkeit von der Schreitfrequenz dargestellt. Mit zunehmender Schreitgeschwindigkeit werden die Pausen zwischen den Bewegungsphasen des Kopfes immer

---

2) Die Beweglichkeit des Kopfes vieler schreitender Vögel könnte durchaus derartige optomotorische Reaktionen zulassen.

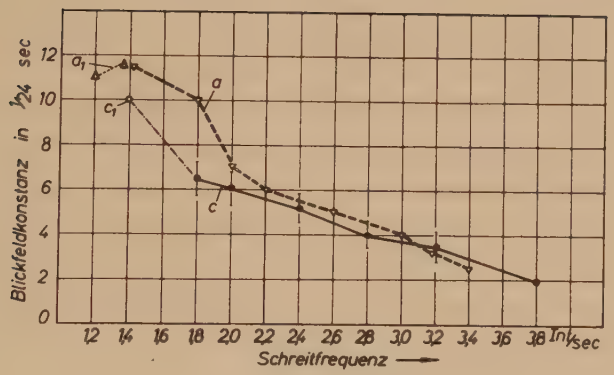

Abb. 12. Die Dauer der Blickfeldkonstanz (Ordinate) in Abhängigkeit von der Schreitfrequenz (Abszisse). Kurven a (▽-▽) und c (•—•) für 2 Tauben bei absoluter Koordination. Der Kopf schwingt ein zweites Mal in Form eines Zwischenschlages: a_1 (△--△) und c_1 ○ geben die Gesamtdauer aus den durch den Zwischenschlag getrennten Teilphasen mit Blickfeldkonstanz wieder (vgl. auch Abb. 7)

kürzer. Für die Kurve a liegen die Werte bis zu einer Frequenz von 3 Int./Sek. stets etwas höher, da die entsprechenden Absolutbewegungen des Kopfes in kürzerer Zeit ablaufen als die des Tieres c (vgl. hierzu Abb. 7; Kurven a und c). Zunächst seien nur die Fälle betrachtet, in denen der Kopf während eines Schrittes jeweils nur eine Schwingung macht. Bein 1,4 Int./Sek. verharrt der Kopf des Tieres a für etwa 12/24 Sek. in absoluter Ruhe, bei 2,2 Int./Sek. für 6/24 Sek. und bei 3 Int./Sek. für 4/24 Sek.; Die Kurve c zeigt, daß die Abbildwanderungen auf der Retina noch bei Schreitfrequenzen von 3,8 Int./Sek. kompensiert werden können. Andere Tauben, bei denen noch schnellere Beinbewegungen registriert werden, halten sogar noch bei 4,2 Int./Sek. den Kopf während eines jeden Schrittes für 2/24 Sek. völlig ruhig.

Beim langsamen Schreiten wird meist ein Zwischenschlag eingeschoben. Infolge dieser zusätzlichen Schwingung sollte eigentlich die Gesamtpause in der Kopfbewegung für ein Schrittintervall kürzer sein. Das ist aber meist nicht der Fall, da die erste Bewegung eines "Schwingungspaares" früher einsetzt als die einzige Schwingung bei absoluter Koordination. Wenn auch im Schrittintervall die Gesamtdauer der durch einzelne Bewegungen getrennten Ruhephasen gleich bleibt (Abb. 12, a_1), so wird doch durch das Einschieben eines Zwischenschlages die einheitliche Pause von etwa 12/24 Sek. in zwei z.T. wesentlich kürzere Pausen von 8/24 Sek. und 4/24 Sek. bzw. 6/24 Sek. und 6/24 Sek. Dauer aufgeteilt. Sollten die rhythmischen Kopfbewegungen die Sehfunktion während des Schreitens unterstützen (vgl. DIJKGRAAF 1956), so träfe dies gerade bei niedrigen Schreitfrequenzen während des Ablaufs einer einzigen Kopfschwingung zu. Die oft beobachteten Seitwärtswendungen des Kopfes sprechen ebenfalls dafür. Bei Hühnern hängen die blickfeldkonstanten Phasen ganz ähnlich wie bei Tauben von der Schreitfrequenz ab (BANGERT 1960). Bei Frequenzen unter 2,0 Int./Sek. liegen die Werte für Hühner im Bereich der Kurve c bzw. deren Verlängerung zu c_1; bei schnelleren Schritten verkürzt sich jedoch die Zeit der Blickfeldkonstanz verglichen mit Tauben erheblich.

V. Optomotorische Reaktionen bei passiver Längsverfrachtung

Sollte das Kopfschwingen nur von der Geschwindigkeit des Tieres und demnach auch der retinalen Konturverschiebung bestimmt sein (vgl. DUNLAP und MOWRER 1931), so ist zu erwarten, daß bei linearer Vertragung des Tieres der Kopf in der gleichen Abhängigkeit von der Körpergeschwindigkeit schwingen würde wie beim aktiven Schreiten (vgl. Seite 18 die Zusammenhänge zwischen Schreitfrequenz und Körpergeschwindigkeit).

Bei geradliniger Verfrachtung über eine längere Strecke resultieren bei Tauben und Hühnern rhythmische, in der Medianebene des Körpers ablaufende Kopfbewegungen. Bei der Vorwärtsvertragung erhält man ebensolche Kopfschwingungen wie beim spontanen Schreiten: Der Kopf bewegt sich relativ schnell voran und wandert anschließend am Rumpf langsam nach hinten; dann wird er erneut kräftig vorgestoßen. Bei linearer Rückwärtsvertragung (mit dem Schwanz voran) verlaufen die Bewegungsphasen genau umgekehrt (DUNLAP und MOWRER 1931). Vorderhirnlose Tauben (Columba spec.) verhalten sich nicht anders (VISSER und RADEMAKER 1934).

Im Zusammenhang mit den bisherigen Befunden war es wichtig, diese Reaktionen quantitativ zu erfassen. In den Versuchen wurden die Tauben auf einem Wägelchen sitzend vorwärts gezogen. Auf diese Weise konnten störende Faktoren ausgeschaltet werden; vor allem entsprach dabei der Grundtonus der Körpermuskulatur etwa dem während des Schreitens.

Die Apparatur (Abb. 13) bestand aus einem Holzgerüst von 2m Länge und 60 cm Breite bei einer Höhe von gleichfalls 60 cm. Zu beiden Längsseiten des Holzgerüstes befanden sich Kartonwände mit äquidistantem Muster aus 2,5 cm breiten weißen und schwarzen Streifen. Während der Versuche waren an beiden Querwänden Sichtblenden aus weißem Karton angebracht; der Ausblick nach oben wurde den Tieren durch eine matte Plastikfolie genommen. Vier Kryptonlampen zu je 60 Watt dienten zur Ausleuchtung. Die Kopfbewegungen wurden über eine etwa 1 m lange Verfrachtungsstrecke registriert. Die ersten Schwingungen erfaßte ich, nachdem der Wagen 50 cm gefahren war; auf diese Weise blieben

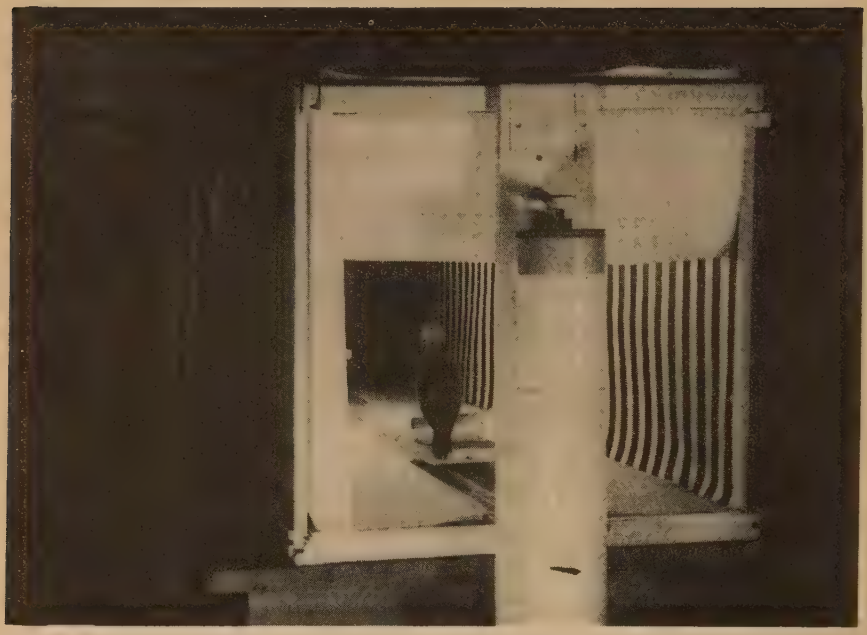

Abb. 13. Apparatur zur Prüfung optomotorischer Reaktionen bei geradliniger Passivvertragung; vorn das Frontbrett mit senkrecht aufgehängter Trommel, auf der Bodenplatte die Schienenanlage mit dem Wägelchen

Aktionen, die in die Beschleunigungs- und die Verzögerungsphase fielen, unberücksichtigt. Am Kopf der Apparatur befand sich eine senkrecht aufgehängte, drehbare Trommel. Auf dem Scheitel des Taubenkopfes wurde das eine Ende eines feinen Seidenfadens befestigt. Der Faden lief über eine kleine Schnurlaufrolle, die in Höhe des Taubenkopfes am senkrechten Frontbrett angebracht war. Am unteren Ende des Fadens befand sich die Schreibvorrichtung, ein leichtes Gerüst aus feinem Stahldraht als Träger einer mit Tinte gefüllten Schreibspitze. Das Stahlgerüst ließ sich an senkrecht gespannten Führungsfäden auf und ab bewegen. Eine zweite Schreibvorrichtung registrierte die Bewegung des Wagens. Vor Beginn eines jeden Versuches wurden beide Schreiber am unteren Ende an die Trommel gelegt. Ein kleiner Synchronmotor zog an einem "unendlichen" Faden den Wagen durch die Apparatur. Bei dieser Anordnung wurden also die Bewegungsvorgänge, die sich in der horizontalen Ebene abspielten, unmittelbar im 1:1-Verhältnis auf die vertikale Ebene projiziert. Die ersten aufgezeichneten Kopfschwingungen wurden in der Regel nicht ausgewertet, da das Anziehen des Schreibers die Bewegungen anfangs beeinflussen konnte. Durch ein kleines Beobachtungsfenster wurde der Verlauf der Kopfbewegungen beobachtet; irreguläre Schwingungen konnten so bei der Auswertung berücksichtigt werden.

In zwei Versuchsserien registrierte ich die Kopfbewegungen von jeweils denselben vier Tauben bei der Vorwärtsbewegung. Die erste Versuchsserie wurde bei einer linearen Geschwindigkeit des Wagens zwischen 9,7 und 9,9 cm/Sek. durchgeführt, die zweite bei 14,7 bis 15,3 cm/Sek.

Schon in Vorversuchen zeigten mehrere Tiere unterschiedliche Reaktionen. Wohl bewegten sie bei Passivvertragung im Käfig oder auch außerhalb des Käfigs in bekannter Umgebung den Kopf stets rhythmisch, doch traten unter diesen Bedingungen schon Abweichungen auf: Bei einigen Tauben schwang der Kopf stets weniger stark ausgeprägt, d.h. er blieb während der Bewegungen stets stärker an den Rumpf adduziert, und die Amplitude der Schwin-

gungen war relativ gering. Bei den meisten Tieren verliefen die Pendelbewegungen mit größerer Amplitude; doch konnte von Zeit zu Zeit der Kopf auch fast in Ruhe bleiben. In diesen Fällen wurde er dann an die Schulter gezogen.[3]

In unbekannter Umgebung, also auch in der Apparatur, verhielten sich einige Tiere vollkommen passiv; zu Beginn jeder Verfrachtung machte der Kopf einige kurze, schnelle Schwingungen, veränderte dann aber bald seine Lage am Körper nicht mehr. Bei kräftigen Geräuschen hob die Taube den Kopf an, und sofort setzten wieder deutliche Bewegungen ein. Für die Versuche wurden Lachtauben ausgewählt, bei denen gewöhnlich zu jedem beliebigen Zeitpunkt vergleichbare Reaktionen erzielt werden könnten. In weitaus den meisten Fällen blieben die Tiere, mit dem Schnabel in Fahrtrichtung orientiert, auf dem Wagen sitzen und bewegten sich nicht. Nur ausnahmsweise drehten sie sich auf der Sitzstange um 180^{o} oder stiegen vom Wagen.

Verfrachtung mit 9,75 bis 9,95 cm/Sek. Abb. 14 zeigt in Kurve a ein nachgezeichnetes Optogramm; a_1 gibt die gleichzeitig registrierte Bewegung des Wagens wieder. Der Kopf schwingt mit 2,5 Hz; dabei zeigen sich gewisse Unterschiede in den einzelnen Bewegungen. Während der zweiten Schwingung kommt der Kopf nach Ablauf der langsamen Phase am Körper weiter hinten zu stehen als in der ersten Phase; daher stößt er in der dritten Schwingung schneller und weiter nach vorn. In der langsamen, kompensatorischen Phase bleibt der Kopf in jedem Fall gegenüber dem Rumpf zurück, er bewegt sich also schwanzwärts. Da es sich um rein optomotorisch bedingte Reaktionen handelt (vgl. unten), und das Kopf-Hals-System der Tauben zu den verschiedensten Bewegungen und Auslenkungen fähig ist, sollte man in diesem Fall in der langsamen Phase "absolute Blickfeldkonstanz" erwarten, also Phasen völliger Ruhe zwischen einzelnen Bewegungen (vgl. v. BUDDENBROCK und MOLLER-RACKE 1953). Das ist jedoch in Abb. 14 nicht der Fall; in der langsamen Phase sollte dann die Kurve horizontal verlaufen. Doch zeigt gerade das Tier, dessen Bewegungen in Abb. 14 aufgezeichnet sind, in 12 %

---

[3] Hühner verhalten sich ähnlich, wenn sie mit den Händen vor einer Streifenwand geradlinig vertragen werden (BANGERT 1960).

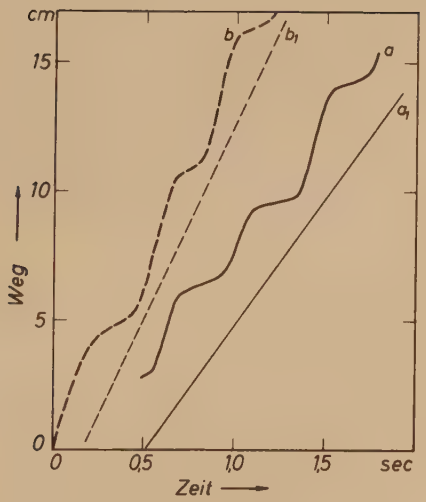

Abb. 14. Nachgezeichnete Optogramme von geradlinig vertragenen Tauben. a (———)Schwingung des Kopfes, a_1 (——) Bewegung des Wagens bei einer Geschwindigkeit von etwa 10 cm/Sek.; b (– – –) und b_1 (– – –) ebenso bei etwa 15 cm/Sek.

der Schwingungen während des langsamen Nachhintenpendelns des Kopfes am Körper für kurze Zeit Pausen mit absoluter Blickfeldkonstanz. Hier handelt es sich aber um eine individuelle Erscheinung. Bei den meisten Tauben bewegt sich der Kopf auch in der langsamen Phase stets relativ zur ruhenden Umgebung nach vorn, zeitweise ein beträchtliches Stück.

Verfrachtung mit 14,75 bis 15,3 cm/Sek. Grundsätzlich verhalten sich alle untersuchten Tauben wie bei der geringeren Verfrachtungsgeschwindigkeit. Auch hier lassen sich schnelle und langsame Phasen deutlich unterscheiden. In Abb. 14 schwingt der Kopf in Kurve b mit 2,6 Hz. Etwa die halbe Schwingungsdauer entfällt auf die "intendierte Blickfeldkonstanz". In vielen Fällen ist die Geschwindigkeit des Kopfes auch in diesem Abschnitt jetzt größer geworden. Jedoch kommt auch bei dieser höheren Vertragungsgeschwindigkeit absolute Blickfeldkonstanz vor: Bei demselben Tier, das oben als Ausnahme aufgeführt wurde, stand auch hier in etwa 13 % aller Schwingungen der Kopf während der langsamen Phase, allerdings für nur kurze Zeit, völlig still.

Vergleicht man die Vorzugsfrequenzen der Kopfschwingungen bei langsamen und schnellen Vertragungen, so zeigt sich, daß diese bei höheren Geschwindigkeiten auch höher liegen (Abb. 15). Vergleichsstoppungen an denselben und z.T. auch anderen Tieren ohne Belastung durch den Schreiber erbrachten ähnliche Veränderungen.

Die gleiche Abhängigkeit hatte sich aber auch beim aktiven Schreiten des Tieres gezeigt[4]; in beiden Fällen erhöht sich die Frequenz der Kopfschwingungen mit zunehmender Geschwindigkeit, und die Vorzugsfrequenzen liegen in vergleichbaren Bereichen.

Demnach könnte allein schon die Vorwärtsbewegung des Tieres, ganz gleich ob sie aktiv oder passiv erfolgt, optomotorisches Kopfpendeln auslösen. In

---

4) Aus der Abb. 10 ist zu entnehmen, daß für Lineargeschwindigkeiten von 10 cm/Sek. und 15 cm/Sek. die Schreitfrequenzen bei 2 Int./Sek. bzw. etwa 2,8 Int./Sek. liegen. Da die Rhythmen absolut koordiniert sind, schwingt der Kopf mit etwa 2 Hz bzw. 2,8 Hz.

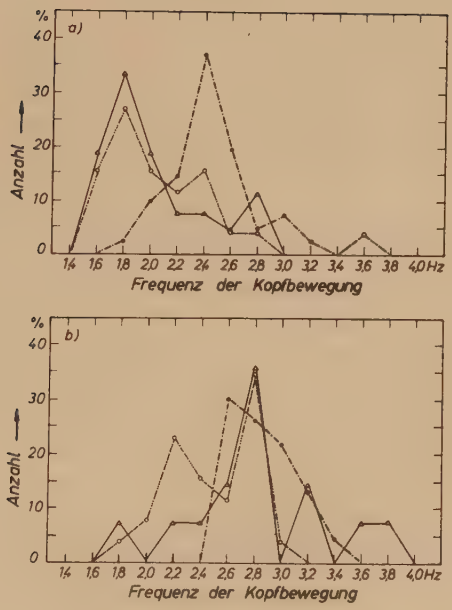

Abb. 15. Frequenzverteilung optomotorisch ausgelöster Kopfschwingungen für jeweils dieselben 3 Tauben. Vertragungsgeschwindigkeit: a) etwa 10 cm/Sek., b) etwa 15 cm/Sek. Ordinate: Kopfschwingungen in % der Gesamtzahl; Abszisse: Frequenz der Kopfbewegungen in Hz

der langsamen Phase werden die retinalen Abbildverschiebungen in beiden Fällen durch entsprechende Kopfbewegungen kompensiert. Die Auslösung und Steuerung der Kopfrhythmik wären dann durch Abbildverschiebungen auf der Retina verursacht. Dabei muß man jedoch einige, z.T. schon erwähnte Unterschiede im Ablauf der Kopfbewegungen berücksichtigen.

1. Nur bei einer Taube trat bei Passivvertragung während einzelner Kopfschwingungen (in 12 bis 13 % der Fälle) in der kompensatorischen Phase absolute Ruhe ein, der Kopf stand also relativ zu den Streifen des Korridors still (Blickfeldkonstanz). In allen anderen Beispielen blieb die Kompensation der retinalen Abbildverschiebungen unvollständig, ähnlich wie beim optomotorischen Nystagmus der Hühner nach SIMON (1954). Während des Schreitens dagegen blieb für eine gewisse Zeit bei j e d e m Schritt stets Blickfeldkonstanz gewahrt, d.h. der Kopf stand relativ zu den Streifen still.
2. Während aktiver Bewegung schwang der Kopf bei allen Tauben stets rhythmisch; gleichgültig in welcher Umgebung die Tiere schritten. Bei passiver Verfrachtung dagegen schwankte die Auslösbarkeit stark; in unbekannter Umgebung blieben einige Tiere zeitweise reaktionslos. Nach SIMON (1954) ist der optomotische Nystagmus bei Küken in der Streifentrommel wohl kaum ermüdbar, wird aber stark von endogenen und exogenen Faktoren beeinflußt: Müdigkeit, Hunger und Verlassensein unterdrücken die Reaktionen, der Warnruf der Artgenossen dagegen begünstigt sie. Echte Ermüdungserscheinungen konnte ich ebenfalls nicht feststellen, doch scheint die allgemeine Aufmerksamkeit eine wichtige Rolle zu spielen, was bei der Optomotorik allein des Auges nicht der Fall ist (ter BRAAK 1936).

Um zu prüfen, ob und inwieweit auch labyrinthäre und propriozeptorische Erregungen bei der passiven Verfrachtung an der Auslösung des Kopfpendelns mitwirken, befestigte ich an beiden Längsseiten des Wagens im Abstand von ca. 25 cm zur Mitte je eine Streifenwand von 60 cm Länge, so daß die Muster jetzt "mitfuhren" und keine Konturverschiebung eintreten

konnte. Bei keiner der untersuchten Tauben zeigten sich rhythmische Kopfbewegungen; hin und wieder wurde der Kopf lediglich seitwärts gedreht so, wie es ruhende Tiere auch sonst tun.

In einer zweiten Versuchsserie bedeckte ich beide Augen der Tiere mit Kugelschalen aus einer Doppelschicht Polyäthylen von 0,8 cm Höhe und 1,2 cm unterem Durchmesser, die mittels Leucoplaststreifen seitlich am Kopf befestigt waren. Obwohl einzelne Tiere recht "aufmerksam" waren, den Hals oft streckten und z. T. auch seitwärts wendeten, traten auch jetzt keine rhythmischen Kopfbewegungen auf. Andere Tiere zogen nach Anlegen der Augenkappen den Kopf ein und waren relativ bewegungsträge. Starke Geräusche (Klappern mit Blech und dergl.) ließen sie lebhaft aufmerken. Aber auch unter diesen Bedingungen blieb der Kopf ruhig (vgl. BANGERT 1960).

Bei der Auslösung und Aufrechterhaltung der Kopfschwingungen ist demnach das Auge das führende Sinnesorgan; möglicherweise können trotzdem propriozeptive und labyrinthäre Erregungen den Ablauf der Schwingungen zusätzlich regeln.

VI. Die Koppelung zwischen den Kopf- und Beinbewegungen

Während linearer Passivverfrachtung zwischen ruhenden Streifenwänden sind die Vorzugsfrequenzen des Kopfes denen während des spontanen Schreitens bei etwa gleichen Körpergeschwindigkeiten ähnlich. Bei der Eigenbewegung besteht außerdem eine bestimmte, frequenzabhängige Phasenbeziehung zwischen den Beinbewegungen und den Schwingungen des Kopfes. Es wäre denkbar, daß die Rhythmen weitgehend unabhängig voneinander ablaufen und sich lediglich zufällig in dieser Weise verknüpfen. Dann sollte es möglich sein, sie im Experiment gegeneinander zu verschieben und so die Phasenbeziehungen zu variieren.

1. Optomotorische Reaktionen während des Schreitens

Beim Schreiten unter normalen Bedingungen entspricht jeder Lineargeschwindigkeit des Körpers eine entsprechende Verschiebungsgeschwindigkeit der retinalen Abbilder. Durch zusätzliche Bewegung der Konturen im Sehfeld läßt sich diese feste Beziehung verändern.

Die Versuchsanordnung war ähnlich der in Abb. 13. Als Lauffläche diente ein 2 m langer Unterbau. Der Aufbau bestand aus einem Holzgerüst von gleicher Länge bei 55 cm Höhe und 65 cm Breite. Eine jede der vier senkrechten Leisten trug an den Kanten eine mit der Drehachse senkrecht zur Lauffläche aufgehängte Blechtrommel. Eine oder auch beide Trommeln an der einen Schmalseite der Apparatur konnten mit Hilfe einer Handkurvel oder auch mittels eines Synchronmotors in Bewegung gesetzt werden. Über die beiden Trommeln an einer jeden Längsseite lief als unendliches Band die Streifenwand aus biegsamem Karton. Der senkrechte Abstand zwischen beiden Streifenwänden betrug etwas mehr als 40 cm; zu beiden Querseiten der Apparatur und oberhalb der Streifenwände wurden Sichtblenden aus schwarzem Tuch befestigt. In Vorversuchen bedeckte ich die Apparatur mit einer matten Plastikfolie. Anfangs bewegte ich die eine oder auch beide Streifenwände mit der Handkurbel, wodurch Geschwindigkeit und Bewegungsrichtung der Muster relativ schnell der Bewegung der Versuchstiere angepaßt werden konnten. Der genaue Verlauf der Kopf-

und Beinbewegungen, sowie ihr Zusammenspiel ließen sich allerdings nur an Hand der Filmbilder ausmessen. In etwa 2 m Höhe über dem Laufgang zog ich zwei parallel laufende Stahlseile durch den Untersuchungsraum. Sie verliefen genau in Längsrichtung der Lauffläche. An beiden Stahlseilen lief ein an vier Schnurlaufrollen aufgehängter Wagen. An diesem befestigte ich die Bolex H 16 derart, daß die Bildebene parallel zur Lauffläche stand; das Aufnahmeobjektiv wies also senkrecht nach unten: Der Kamerawagen wurde vom Boden aus an einem Führungsstab gezogen. Während der Filmaufnahmen wurden 3 Nitraphotlampen zu je 500 Watt in Höhe der Kamera befestigt.

Bei der Beobachtung der schreitenden Tauben senkrecht von oben befinden sich Läufe und Zehen die längste Zeit unter dem Rumpf. Um die Bewegungen der Beine verfolgen zu können, befestigte ich am distalen Ende jedes Laufes dicht oberhalb der Zehengrundgelenke schmale, etwa 1,5 cm lange Kartonstreifen, die senkrecht zur Längsachse des Laufes nach außen wiesen. Anfangs störten diese Marken die Tauben; sie trippelten mit kurzen Schritten hin und her und traten oft kräftig "auf der Stelle". Nach drei bis vier Tagen wurden die Kartonstreifen nicht mehr beachtet. Daher befestigte ich die Beinmarken vier Tage vor dem Versuch und wertete stets nur solche Tiere, die sich normal bewegten.

Geprüft wurde der Einfluß von zwei verschiedenen Mustern: In der ersten Versuchsserie mit äquidistanten 2,5 cm-Streifenmustern, in der zweiten mit Weitzäunen aus 0,5 cm breiten schwarzen und 9,5 cm breiten weißen Streifen. Während der Filmaufnahmen wurden die Streifenwände mit Geschwindigkeiten von 17,4 cm/Sek. und 26,5 cm/Sek. bewegt; auf eine Änderung der Geschwindigkeit und Bewegungsrichtung während einer Schrittserie mußte verzichtet werden.

Beide Streifenwände werden gemeinsam bewegt. Unmittelbar nach Einsetzen der Bewegung der Muster zu beiden Seiten des Tieres treten die ersten Reaktionen auf. Unabhängig von der Stellung des Kopfes und des Rumpfes setzen optomotorische Reaktionen des Kopfes ein.

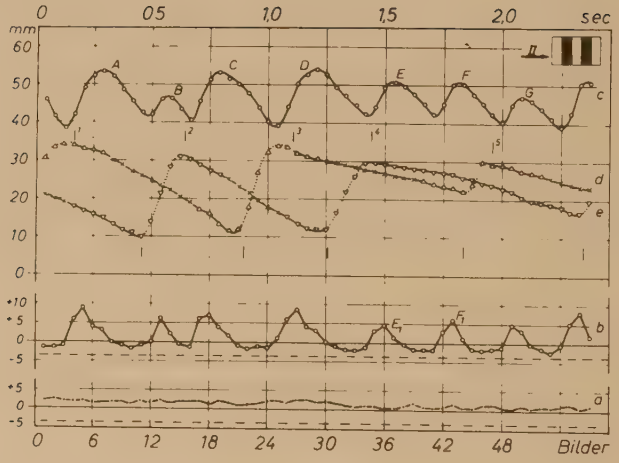

Abb. 16. Schreiten einer erwachsenen Taube zwischen zwei gemeinsam bewegten Gleichzäunen gegen die Bewegungsrichtung der Muster (⟶); im 1. und 4. Schrittintervall macht der Kopf Zwischenschläge. Die Kopfschwingung B läuft ab, während das Schwungbein frei nach vorn geführt wird; die Amplitude ist daher wesentlich kleiner als in A, trotz gleicher Schreitaktivität. Verschiebungsgeschwindigkeit der Muster II = 26,5 cm/Sek entsprechend 3,7 mm/Bild: jeweils unter den Kurven a und b punktiert-gestrichelt eingezeichnet. x in den Kurven d und e: Der Verlauf der Beinbewegung wurde rekonstruiert

In Abb. 16 veranschaulichen die Kopfschwingungen E und F ungefähr den Verlauf dieser optomotorischen Reaktionen. Die Taube ruht fast zwischen beiden Streifenwänden (Kurve a); die Streifen wandern von der Schnabelspitze in Richtung Schläfe am Auge vorbei. Innerhalb von 3/24 Sek. stößt der Kopf in E und F kräftig nach vorn und schwingt dann am Körper schwanzwärts (Kurve c). Während des Nachhintenwanderns bewegt er sich relativ zum ruhenden Bezugssystem in Richtung der Streifenwanderung rückwärts (Kurve b); in der Darstellung für die absolute Bewegung des Kopfes kommt es in E_1 und F_1 zu negativen Werten. Die Streifen wandern mit 3,7 mm je 1/24 Sek., während der Kopf sich etwa 2 mm je 1/24 Sek. in gleicher Richtung bewegt. Optomotorische Nystagmus läßt sich auch bei anderen Stellungen des Kopfes relativ zu beiden Streifenwänden beobachten. Oft drehen die Tiere den Kopf über die Schulter, so daß der Schnabel schwanzwärts weist. Bewegen sich die Muster zu beiden Seiten des Tieres weiterhin relativ zum Rumpf von vorn nach hinten, so verlaufen die Kopfschwingungen ebenfalls rhythmisch. In der langsamen Phase bewegt sich der Kopf mit dem Schnabel voran in Richtung der wandernden Streifen; in der schnellen Phase wird er mit dem Hinterhaupt voran wieder in die Ausgangsstellung zurückgebracht. Nach einiger Zeit wird der Rumpf meist so ausgerichtet, daß die Streifenmuster zu beiden Seiten vom Schwanz zum Vorderkörper wandern. Zeitweise ist auch der Vorderkörper einer Streifenwand zugewandt. Der Kopf weist jetzt entweder mit der Schnabelspitze den wandernden Streifen entgegen, oder seine Medianebene steht senkrecht zu den Streifenwänden. In diesem Fall verlaufen die rhythmischen Reaktionen in der Transversalebene des Kopfes. Offenbar folgt diese Einstellung des Kopfes einem "Prinzip des kleinsten Zwanges", da ein großer Teil der Augen dabei von den Abbildverschiebungen nicht erfaßt wird. Soweit es sich erkennen ließ, können in beiden Richtungen am Auge vorbeigleitende Konturen jeweils gleichgerichtete Kompensationsbewegungen des Kopfes auslösen.

Anscheinend werden durch die dauernden Reizwechsel mittelbar oder unmittelbar auch vegetative Systeme erfaßt. Zeitweise wird vor allem das Kleingefieder gesträubt, ohne daß ein abschließendes Rumpfschütteln stattfindet. Häufig wird auch der Schnabel geöffnet, worauf dann gewöhnlich seitliche Schleuderbewegungen des Kopfes folgen. In den schnellen Phasen der rhyth-

mischen Kopfbewegungen werden zeitweise die Augen durch Herabziehen des Oberlides teilweise oder auch völlig geschlossen. Es ist dabei gleichgültig, wie der Kopf zu den Streifenwänden ausgerichtet ist.

Einige Tauben beginnen mit einsetzender Bewegung beider Muster sofort zu schreiten. In der Regel bewegen sich die Tiere auf der Lauffläche ziemlich genau in der Mitte zwischen beiden Streifenwänden; starke Abweichungen von diesem Kurs kamen selten vor. Während des Schreitens dürfte wohl fortlaufend ein zentralnervöser Vergleich der Informationen stattfinden, die aus den jeweiligen retinalen Abbildverschiebungen resultieren. Aus diesem Vergleich gehen dann Efferenzen hervor, die über Hals-, Rumpf- und Beinmuskulatur entsprechende Korrekturen im Laufkurs vornehmen lassen, während die optische Kontrolle weiterläuft. Jede Seitwärtswendung des Kopfes und jede Abweichung von der Laufrichtung parallel zu beiden Streifenwänden in der Mitte des Laufganges führt zu ungleicher Reizung entsprechender Retinapartien. Beim geradlinigen Schreiten liegen die Streifen des Weitzaunes vor dem Auge unter 5^{o} bis 7^{o}, die des Weitzaunes unter $1,2^{o}$ bis $1,5^{o}$.

Von den elf untersuchten Tieren schritten fünf nach kurzem Aufenthalt zwischen den bewegten Wänden spontan sowohl in Richtung der wandernden Streifen als auch diesen entgegen. Die übrigen Tiere waren nur sehr selten zum Schreiten g e g e n die Musterbewegung zu bewegen; beim Nachführen der Hand machten sie einige zögernde Schritte. Jedoch schritten sie jederzeit unbeeinflußt m i t den bewegten Streifen. SIMON (1954) beobachtete, daß Küken im rotierenden Streifenzylinder häufiger in Richtung der Zylinderdrehung liefen als in der Gegenrichtung. Vorderhirnlose Tauben (Columba spec.) scheinen dagegen bei Verschiebung zweier Streifenwände bevorzugt den Mustern entgegenzulaufen (VISSER und RADEMAKER 1934). Die Körperhaltungen beim Schreiten mit bzw. entgegen der Streifenwanderung sind meist verschieden. Zeitweilig wird bei mitbewegten Streifen das Abdomen stärker als beim Schreiten in unbewegter Umgebung angehoben. Wandern die Streifen dem Tier entgegen, so wird der Rumpf v o r n meist stärker aufgerichtet als beim unbeeinflußten Schreiten.

Manchmal reagieren die Tauben auf die Bewegung der Muster geradezu zwangsläufig. Bei der geringsten Verschiebung der Streifenwände stellen sie sich in

deren Bewegungsrichtung ein und beginnen mitzulaufen. Dabei geht von den schwarz-weiß gestreiften Wänden eine deutliche "Magnetwirkung" aus: Der Körper bewegt sich genauso schnell wie die Streifen wandern; den Änderungen in der Geschwindigkeit der Musterverschiebung folgt das Tier stets. Am Ende des Laufganges hält die Taube an. Eine Richtungsumkehr in der Streifenbewegung hat erneutes Mitlaufen zur Folge. Dieser Effekt läßt sich oft beliebig lange wiederholen.

In Abb. 17 und 18 schreiten die Tauben bis auf kleine Schwnnkungen mit etwa derselben Geschwindigkeit wie die Muster wandern (Kurven a). In Abb. 17 schwingt der Kopf (Kurve c) ähnlich wie beim Schreiten in ruhender Umgebung: Während das Schwungbein aufsetzt, bewegt er sich aus der extremen Nackenlage heraus nach vorn. Die zeitlichen Verhältnisse sind wenig verändert; bis zum Erreichen der maximalen Entfernung zum Körperende benötigt der Kopf zwischen 3/24 Sek. und 4/24 Sek. Die Amplitude ist allerdings geringer geworden als beim unbeeinflußten Schreiten: Der Q_s-Wert liegt etwa bei 15 %. Die Bewegung des Kopfes relativ zur ruhenden Umgebung (b) kann dieses abweichende Verhalten erklären. Der Kopf bewegt sich zwar deutlich rhythmisch; jedoch sind die Spitzenwerte im Vergleich zu denen in Abb. 3 nicht so stark ausgeprägt: Denn auch in der kompensatorischen Phase bewegt sich der Kopf stets deutlich um etwa 2 mm voran. Er befindet sich also zu keinem Zeitpunkt in absoluter Ruhe. Die Bewegung des Kopfes wird in recht eindrucksvoller Weise durch die von den Augen registrierten Bewegungsvorgänge bestimmt. Beim Schreiten vor einer ruhenden Streifenwand aber befindet sich der Kopf während eines jeden Schrittes für kurze Zeit in absoluter Ruhe; für die Augen besteht gleichzeitig Blickfeldkonstanz.

Mitbewegte Streifenwände müßten das Tier bei weiterhin unverändert ablaufenden Kopfbewegungen in eine ungewohnte Situation versetzen: Statt des erwarteten Stillstandes würde plötzlich eine Verschiebung der retinalen Abbilder in naso-temporaler Richtung eintreten. Das müßte - allein vom optischen Apparat aus betrachtet - einer Rückwärtsbewegung des Kopfes gleichkommen. Das Tier reagiert in dieser Situation optomotorisch: Der Kopf bewegt sich langsam voran. Es kommt zwar hier nicht zu der zu erwartenden vollkom-

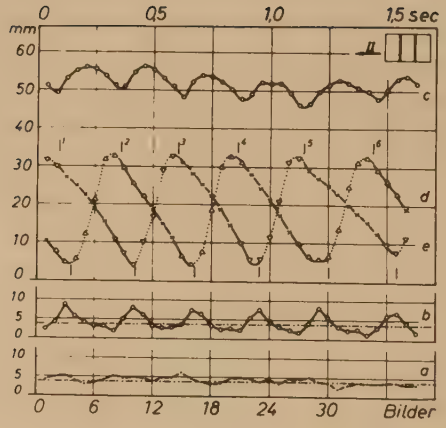

Abb. 17. Schreiten einer erwachsenen Taube mit den beiden bewegten Weitzäunen (◄——). Kopf- und Beinbewegungen sind absolut koordiniert. Verschiebungsgeschwindigkeit der Muster II = 26,5 cm/Sek., entsprechend 3,7 mm/Bild: jeweils unter den Kurven a und b punktiert-gestrichelt eingezeichnet

menen Blickfeldkonstanz, die Relativbewegung zwischen Streifenmuster und Kopf ist aber doch weitgehend verringert. In der schnellen Phase der Kopfbewegung bleibt die Richtung der beim unbeeinflußten Schreiten auftretenden Abbildverschiebungen in temporal-nasaler Richtung erhalten.

In Abb. 18 schreitet ein anderes Tier mit etwa derselben Frequenz wie in Abb. 17. Die "Magnetwirkung", die von den mitbewegten Streifenmustern ausgeht, ist hier besonders deutlich. Der Körper (a) wird mit etwa derselben Geschwindigkeit bewegt, mit der die Streifen wandern. Die Kopfschwingungen (Kurve c) verlaufen abweichend von denen in Abb. 17: A, B und C sind sehr flach, die Phasenbeziehung zu den Beinbewegungen (Kurven d und e) ist aber nicht verändert. Die vierte Kopfschwingung, die dem Schrittintervall zwischen 4 und 5 zuzuordnen wäre, fällt aus. In den Schrittintervallen zwischen 6 und 7 bzw. 8 und 9 werden die Schwingungen ebenfalls unterdrückt. Dem Muster der Koordination entsprechend handelt es sich bei diesem Aussetzen um "Block"-Phänomene (vgl. v. HOLST 1935 b). Der Kopf läßt stets eine volle Schwingung aus. Beim Aufsetzen des Schwungbeines in 5, 7 und 9 beginnt er jeweils eine erneute Bewegung. Die Amplituden in D und E sind stark erhöht im Vergleich zu denen in A, B und C; der Kopf erreicht wieder die maximale Entfernung vom Körperende. Die absolute Bewegung des Kopfes (b) verläuft anders als in Abb. 17. Für einzelne Abschnitte läßt sich ein deutlicher Gleichlauf mit der Musterbewegung erkennen. Zwischen 5 und 6 bzw. 7 und 8 stößt der Kopf kräftiger voran als in den übrigen Schrittintervallen. Offenbar wird die unterdrückte Schwingung D_1 (konstruiert) der Grundschwingung E_1 (gleichfalls konstruiert) superponiert, so daß die Schwingung E resultiert.

Für die Schrittintervalle zwischen 4 und 5 bzw. 5 und 6 können dieselben Überlegungen gelten. In diesem Beispiel ist also die "Magnetwirkung" der bewegten Muster extrem stark. Für lange Zeit ist fast vollständige Blickfeldkonstanz gewahrt. Allem Anschein nach wird bei diesem Tier durch die zusätzliche Bewegung der Umweltkonturen gerade die schnelle Phase in der Kopfbewegung gehemmt. Es ist anzunehmen, daß gerade hier ein mehr "passives Mitgezogenwerden" vorliegt als spontanes Schreiten. Von Bedeutung ist, daß die auf einen "Block" folgenden Schwingungen genau die bisher bekannten

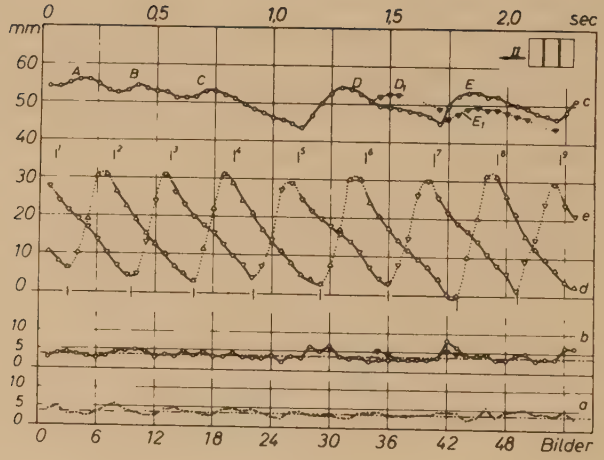

Abb. 18. Ebenso wie Abb. 17. Absolute Koordination zwischen Kopf- und Beinbewegungen bis Bild 14 (vgl. Abb. 17); Block-Erscheinungen in den Schrittintervallen zwischen 4 und 5, 6 und 7, sowie 8 und 9. D_1 und E_1 sind konstruierte Schwingungen. Verschiebungsgeschwindigkeit II = 26, 5 cm/Sek., in der Projektion 3, 7 mm/Bild. Näheres im Text

zeitlichen Beziehungen zu den Beinbewegungen einhalten. Die "Block"-Phänomene sind in diesem Beispiel t e r t i ä r , da weder ein für die Kopfschwingungen verantwortlicher rhythmischer Prozeß s p o n t a n ausfällt, noch das Ausbleiben der Schwingungen auf einen Einfluß der Beine zurückgeführt werden kann. Es handelt sich hier um die Wirkung eines e x o g e n e n Faktors (vgl. auch v. HOLST 1935 b).

Der vollständige Ausfall einer Kopfschwingung ist relativ selten zu beobachten. Derartige Block-Erscheinungen treten vereinzelt dann auf, wenn das Tier mit etwa derselben Geschwindigkeit schreitet, mit der sich die Streifenwände bewegen. Bei noch geringerer Körpergeschwindigkeit sollte man sie häufiger erwarten.

In Abb. 19 werden die Streifenwände mit 26,5 cm/Sek. bewegt, das Tier schreitet in Richtung der bewegten Streifen. Der Kopf schwingt am Rumpf (Kurve c) mit stark reduzierter Amplitude; die Koaktionslagen zwischen Kopf- und Beinbewegungen (d und e) sind jedoch nur unwesentlich verändert im Vergleich zu den unbeeinflußt schreitenden Tieren. Auch in der Absolutbewegung des Kopfes (b) lassen sich noch schnellere und langsamere Bewegungen unterscheiden. In weitaus den meisten Versuchsreihen konnten stets ausgeprägte rhythmische Kopfbewegungen registriert werden; z. T. lassen die Tauben stets wiederkehrende, individuelle Eigenarten erkennen.

Manchmal sind die Kopfbewegungen auch dann noch nicht so gleichmäßig wie in Abb. 17, wenn das Tier sich schneller bewegt als die Streifenzäune. Abb. 20 zeigt in Kurve c vereinzelt noch einem Block ähnliche Erscheinungen; diese sind bis Bild 27 auf Schwankungen in der Körperbewegung (Kurve a) zurückzuführen; die Kurve b für die Absolutbewegung des Kopfes zeigt deutlich schnellere und langsamere Phasen. In den kompensatorischen Phasen bewegt sich der Kopf ziemlich genau ebenso schnell voran wie die Streifen wandern. Die höhere Körpergeschwindigkeit ermöglicht in diesem Fall Kopfbewegungen, die in der langsamen Phase fast Blickfeldkonstanz schaffen. In Abb. 21 sind die Schreitbewegungen den Verschiebungen der Streifenmuster optimal angepaßt. Die Taube läuft etwas schneller als die Streifen sich bewegen (Kurve a). In Kurve c sind zwar die Amplituden ungleichmäßig; die Koaktionslagen der Kopf- und Beinbewegungen bleiben je-

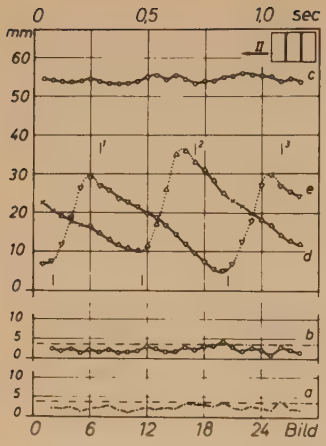

Abb. 19. Schreiten mit den beiden bewegten Weitzäunen (◄——). Langsame Schritte bei etwa 2,5 Int./Sek.; die Amplitude der Kopfschwingungen ist stark reduziert. Verschiebungsgeschwindigkeit der Muster II = 26,5 cm/ Sek., in der Projektion 3,7 mm/Bild. x in den Kurven d und e: Beinbewegungen wurden rekonstruiert

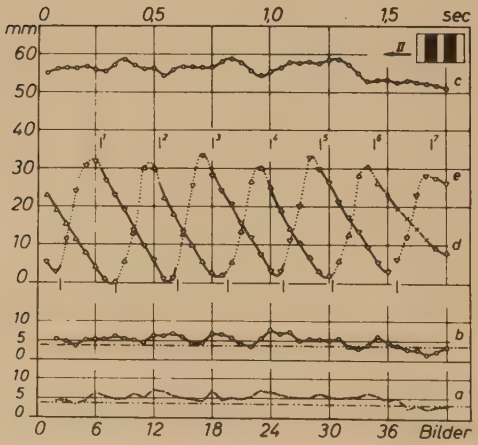

Abb. 20. Schreiten mit den beiden bewegten Gleichzäunen (◄——). Kopf- und Beinbewegungen sind absolut koordiniert; in Kurve c Unregelmäßigkeiten mit Tendenzen zur Block-Bildung. Verschiebungsgeschwindigkeit II beträgt für die Projektion 3,7 mm/Bild

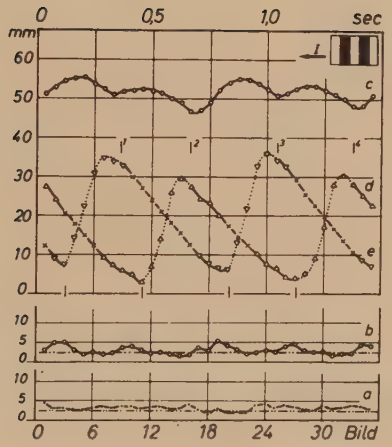

Abb. 21. Schreiten mit den beiden bewegten Gleichzäunen (⟷). Kopf- und Beinbewegungen sind absolut koordiniert; in der langsamen Phase einzelner Kopfschwingungen wird z. T. Blickfeldkonstanz erreicht (Kurve b). Verschiebungsgeschwindigkeit der Muster I = 17,4 cm/Sek., für die Projektion 2,5 mm/Bild

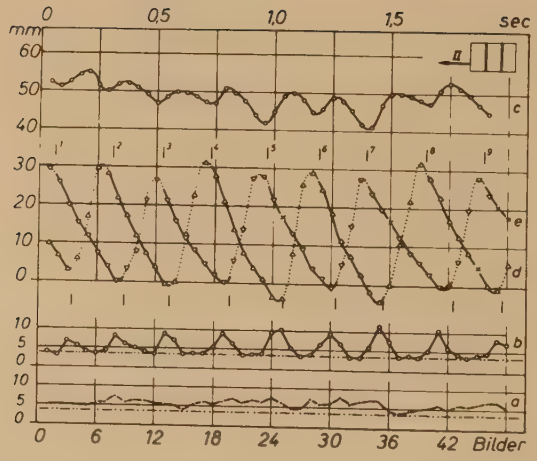

Abb. 22. Schreiten mit den beiden bewegten Weitzäunen (⟵). In den langsamen Phasen der rhythmischen Kopfbewegungen wird Blickfeldkonstanz gewahrt (Kurve b). Verschiebungsgeschwindigkeit II = 26,5 cm/Sek., für die Projektion 3,7 mm/Bild

doch erhalten. Die Kopfschwingungen passen sich deutlich der Bewegung der Streifenmuster an (Kurve b). In der kompensatorischen Phase wird zeitweise völliger Gleichlauf erzielt, d.h. die retinalen Abbilder befinden sich in Ruhe; in der schnellen Phase wandern sie, wie beim Schreiten in ruhender Umgebung in temporal-nasaler Richtung. Bei höheren Geschwindigkeiten und bei Anwendung von Weitzäunen kann ebenso eine perfekte Angleichung der Kopfschwingungen an die Konturverschiebung erzielt werden (Abb. 22), so daß die auf die Reatina projizierten Reizmuster in zeitlicher und räumlicher Gliederung denjenigen beim Schreiten vor einer ruhenden Streifenwand vollkommen entsprechen.

Wie die Versuche zeigen, reagieren sämtliche Tiere auf zusätzliche Bewegung der Konturen in der Umwelt optomotorisch. Abgesehen von geringen individuellen Unterschieden lassen sich aus den Bewegungsbildern übereinstimmende Gesetzmäßigkeiten ableiten. Selten bewegen sich die Tauben langsamer als die Streifen wandern. Die Rhythmik in der Kopfbewegung ist in diesen Fällen stark beeinträchtigt. Die Ursache ist darin zu sehen, daß der Kopf in der langsamen, kompensatorischen Phase Gleichlauf mit dem Muster herzustellen versucht, dabei relativ zum Körperende zu weit nach vorn gerät (vgl. Abb 19 mit Abb. 22), so daß die phasische Komponente aus m e c h a n i s c h e n Gründen unterdrückt wird. Vermutlich handelt es sich aber gerade in diesen Fällen weniger um spontanes Schreiten, als vielmehr um ein "Mitgezogenwerden". Für diese Annahme sprechen die eigenartig steifen Bewegungen der betreffenden Tiere. Allerdings wird zeitweise gerade auch die schnelle Phase in der Kopfschwingung durch die M u s t e r b e w e g u n g e n unterdrückt (Abb. 18). Die übrigen Versuchsergebnisse lassen erkennen, daß die Tauben während linearer Eigenbewegung die Reizmuster auf der Retina bzw. die afferent übermittelten Erregungen jeweils den Phasen der Kopfbewegung entsprechend "erwarten". Zu bestimmter Zeit im Verlauf eines jeden Schrittes sollten die retinalen Abbilder ruhen, anschließend aber in temporal-nasaler Richtung wandern. Sämtliche Tauben schreiten daher meister ebenso schnell wie das Muster sich bewegt oder häufig sogar schneller. Im letzteren Fall wird vollständige Blickfeldkonstanz erreicht (Abb. 22). Diese kann sogar noch bei Schreitfrequenzen von 5, 5 Int./Sek. bestehen.

Bei etwa der Hälfte der untersuchten Tiere ließ sich spontanes Schreiten g e g e n die Musterbewegung beobachten. Andere bewegten sich auch auf Anstoß hin nur zögernd voran, machten sehr bald eine Wendung um 180° und liefen in Richtung der Musterbewegung. Vereinzelt schritten Tauben, die anfangs nur zögernd und auf der Stelle tretend sich gegen das bewegte Muster einstellten, eigenartigerweise zunehmend schneller und zügiger und liefen bis ans Ende des Laufganges; oft fehlte auch diese Hemmung zu Beginn des Schreitens.

Beim Schreiten gegen die Streifenwanderung ist der Vorderkörper häufig stark angehoben. Die Schwingungen des Kopfes verlaufen bei empor gestrecktem Hals mit großen Amplituden. Die Schreitfrequenzen können 4 Int./Sek. erreichen, schnellere Schritte treten jedoch nicht auf. In Abb. 23 schreitet eine Taube langsam mit 2 Int./Sek. bis 2,5 Int./Sek. gegen die Bewegung beider Gleichzäune. Der Körper bewegt sich gleichmäßig voran. Die Schwingungen des Kopfes relativ zum Rumpf (Kurve c) sind auch in diesem Beispiel wie beim unbeeinflußten Schreiten mit den Beinbewegungen (d und e) absolut koordiniert. Allerdings ist der Beginn einer jeden Schwingung um etwa 1/24 Sek. vorverlegt. Nach Erreichen der Gipfelwerte bewegt sich der Kopf relativ schnell am Körper schwanzwärts und gelangt weit nach hinten im Vergleich zu den Abbildungen 17 und 22. Die Amplitude sämtlicher Schwingungen ist größer als beim Schreiten in Richtung der Musterbewegung. Relativ zur ruhenden Umgebung (Kurve b) bewegt sich der Kopf abwechselnd schneller und langsamer. Im Anschluß an die zeitlich gedehnte Phase der Vorwärtsbewegung (vgl. hierzu aber Abb. 2) verharrt der Kopf für kurze Zeit in absoluter Ruhe und geht in den nächsten Bildern in Richtung der bewegten Streifenwände mit, d.h. er zeigt geringe Absolutbewegung in caudaler Richtung (negative Werte). Zeitweise bewegt sich der Kopf in der langsamen Phase auch wieder etwas voran und bleibt weiterhin in absoluter Ruhe. Die Taube kompensiert also auch bei entgegen der Schreitrichtung bewegten Mustern zeitweise zusätzliche retinale Abbildverschiebungen (Exafferenzen) durch entsprechende Kopfbewegungen, wenn auch unvollkommen. Bei noch geringeren Schreitfrequenzen oder wenn das Tier haltmacht, tritt der Einfluß der Musterbewegung deutlich in Erscheinung (vgl. Abb. 16). In den Schritt-

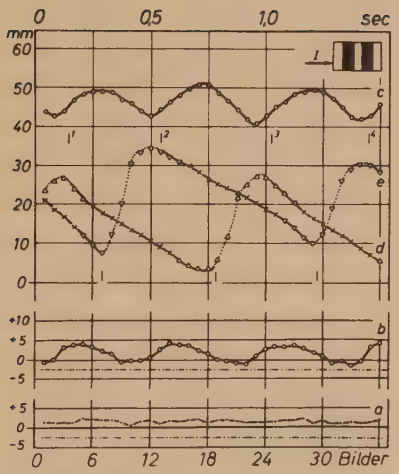

Abb. 23. Schreiten zwischen zwei Gleichzäunen gegen die Bewegungsrichtung der Muster (⟶); Kopf- und Beinbewegungen sind absolut koordiniert. Kurve b läßt Ansätze zur Kompensation der Abbildverschiebungen erkennen. x in den Kurven d und e bezeichnet den rekonstruierten Verlauf der Beinbewegungen. Verschiebungsgeschwindigkeit der Muster I = 17,5 cm/Sek., in der Projektion 2,5 mm/Bild

intervallen mit höherer Frequenz - zwischen 2 und 3 bzw. 3 und 4 - macht der Kopf (Kurve c) eine volle Schwingung C bzw. D. Im ersten und vierten Schrittintervall treten je zwei volle Schwingungen auf. Die zweite Schwingung ist jeweils dann abgelaufen, wenn das Schwungbein aufsetzt. Die Amplituden unterscheiden sich z. T. erheblich. In A, C und D sind sie etwa gleich; für E und F sind sie ebenfalls etwa gleich. In B macht der Kopf die geringste Exkursion. Während beim Schreiten in ruhender Umgebung Zwischenschläge erst bei Frequenzen um 1,5 Int./Sek. auftreten, setzen sie in diesem Beispiel schon bei 2 Int./Sek. ein. Die Ursache hierfür ist allein in den Verschiebungen der Streifenmuster zu suchen. In der Kurve b für die absolute Bewegung des Kopfes läßt sich deutlich ein Wechsel zwischen positiven und negativen Werten erkennen. Die Geschwindigkeit während des Vorschwingens ist im Vergleich zu Abb. 23 stark erhöht, so daß in der kompensatorischen Phase der Kopf relativ lange in Richtung der Streifenwanderung bewegt werden kann. Dabei kommt es allerdings nie zu einer völligen Angleichung der Kopfbewegung an die Musterverschiebungen. Im zweiten und dritten Schrittintervall erreicht der Kopf nach Ablauf der (einzigen) Schwingung etwa wieder die Ausgangslage die er zu Beginn eingenommen hatte. In A und E jedoch ist die Amplitude der Schwingungen zu gering, der Kopf kommt infolge des Mitwanderns in Richtung der Streifenbewegung schon frühzeitig in die Nackenlage. Darauf folgt jeweils ein Zwischenschlag. Der v e r s c h i e d e n e Verlauf der Kopfschwingungen im ersten und vierten Schrittintervall bei gleicher Schreitfrequenz weist darauf hin, daß die rhythmischen Kopfbewegungen nicht nur als rein optomotorisch bedingte Reaktionen zu betrachten sind. Ein Vergleich mit den entsprechenden Bewegungen des Körpers (Kurve a) läßt erkennen daß die momentane Schreitaktivität den Verlauf der Kopfbewegungen bestimmt; hierfür spricht auch deren Koordination mit den Beinbewegungen.

Selbst bei Schreitfrequenzen von 3,4 Int./Sek. kompensiert der Kopf in der langsamen Phase z. T. die Gegenbewegung der Streifenwände (Abb. 24). Die mit großer Amplitude ablaufenden Kopfbewegungen (Kurve c) sind sets mit den Beinbewegungen fest koordiniert. Manche Tauben lassen oft in der langsamen Phase der Kopfschwingungen eine weit weniger gute Anpassung an die retinalen Abbildverschiebungen erkennen, als es in den bisherigen Beispielen der Fall war. In Abb. 25 schreitet ein Tier relativ langsam. Diesmal wird vor

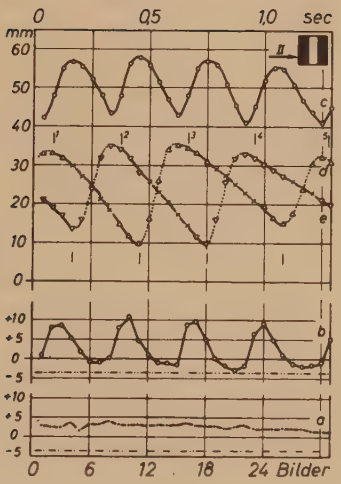

Abb. 24. Schreiten zwischen zwei Gleichzäunen gegen deren Bewegungsrichtung (⟶); Kopf- und Beinbewegungen sind absolut koordiniert. Während des Nachhintenschwingens des Kopfes wird die zusätzliche Musterverschiebung unvollständig kompensiert. Verschiebungsgeschwindigkeit II = 26,5 cm/Sek., in der Projektion 3,7 mm/Bild

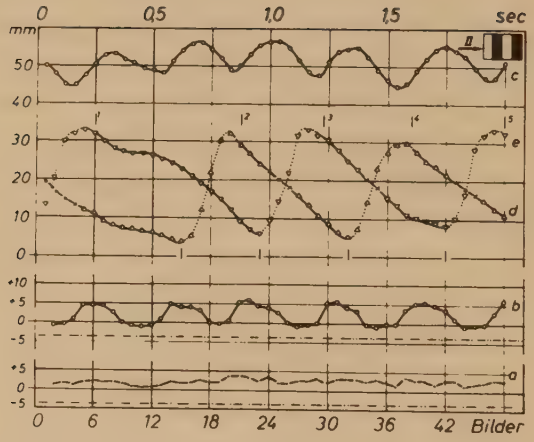

Abb. 25. Wie Abb. 24 (⟶). Im 1. Schrittintervall macht der Kopf einen Zwischenschlag; weiterhin sind Kopf- und Beinrhythmen absolut koordiniert. Verschiebungsgeschwindigkeit II = 26,5 cm/Sek., in der Projektion 3,7 mm/Bild

allem das Vorstoßen des Kopfes gegen die Streifenbewegung deutlich verzögert (Kurve b); eine derartige Hemmung der Kopfbewegung in der schnellen Phase durch die raschen retinalen Reizwechsel kann noch stärker in Erscheinung treten (Abb. 26 und 27). Die Absolutbewegung des Kopfes (Kurven b) setzt zwar jeweils zum gewohnten Zeitpunkt ein. Die Geschwindigkeit relativ zu der des Körpers ist aber in fast jedem Meßpunkt geringer als während des unbeeinflußten Schreitens; infolgedessen halten die Kopfbewegungen länger an. So kommt es in der langsamen Phase nur ausnahmsweise zu einer unvollständigen Kompensation der Abbildverschiebungen. Meist bleibt der Kopf nur für kurze Zeit in Ruhe oder bewegt sich zeitweise sogar etwas vorwärts (Abb. 27).

Eine Deutung des Verhaltens beim Schreiten gegen die Bewegung der Streifenwände ist nicht einfach. Zunächst scheint es erstaunlich, daß die Tauben "spontan" über längere Strecken laufen. Insekten mit starren Augen und unbeweglichen, die Augen tragenden Körperteilen scheinen bevorzugt oder sogar ausschließlich in Richtung der Streifenwanderung zu laufen oder zu schwimmen (vgl. v. BUDDENBROCK und MOLLER-RACKE 1952; sowie SCHULZ 1931). Ähnlich verhalten sich auch zahlreiche Wirbeltiere. Bei Molchen kann durch Drehung einer gestreiften Trommel anhaltendes Mitschwimmen ausgelöst werden (DIEBSCHLAG 1935). Frösche zeigen bei Reizung durch beiderseits in gleicher Richtung bewegte Muster keine lineare Fortbewegung. Beim spontanen Abweichen zur Seite treten durch Verschiebung des Gleichgewichtes in der Reizsituation optomotorische Reaktionen ein, die das Tier wieder symmetrisch zur Streifenwand und ihrem Spiegelbild einstellen (BIRUKOW 1938). Optomotorische Reaktionen bewirken bei Lachtauben in gleicher Weise tropotaktische Einstellung während des Schreitens; d.h. sie laufen in der Mitte des Laufganges. Offenbar arbeitet bei zahlreichen Tieren der zentrale Apparat, der die vom Auge gemeldeten Exafferenzen und Reafferenzen verrechnet und in Beziehung zu den Bewegungskommandos setzt, weniger plastisch als bei Tauben. Auch junge Küken laufen häufiger in Richtung der Drehung eines gestreiften Zylinders als ältere. Gegen die Drehrichtung laufen sie selten (SIMON 1954). Die s p o n t a n e Lokomotion wird in allen diesen Fällen weitgehend unterdrückt: Die Exafferenzen lösen zentral entsprechende Kommandos aus (v. HOLST und MITTELSTAEDT 1950),

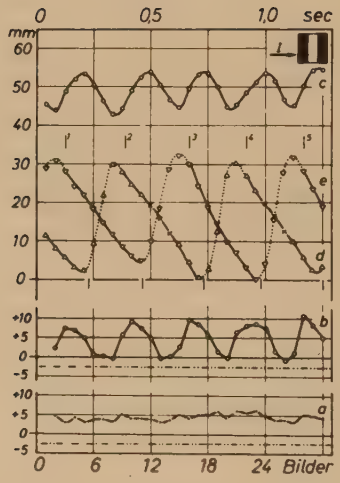

Abb. 26. Schreiten mit etwa 4 Int./Sek. gegen die Bewegungsrichtung (⟶) der beiden Gleichzäune: Kopf- und Beinbewegungen sind absolut koordiniert. In Kurve c zeitweise verzögertes Vorstoßen des Kopfes; Kurve b: Der Einfluß der Streifenwanderung äußert sich vor allem in der Phase schnellerer Bewegung als Hemmung

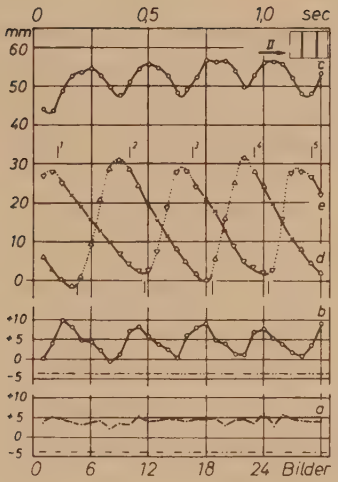

Abb. 27. Schreiten mit 3,4- bis 4 Int./Sek. zwischen zwei Weitzäunen gegen deren Bewegungsrichtung; Kopf- und Beinbewegungen sind absolut koordiniert. Kurve b zeigt auch in der langsamen Phase zeitweise Progressivbewegung des Kopfes (vgl. aber Abb. 24)

die auf die Augenmuskeln, Halsmuskeln oder auch auf die gesamte Extremitätenmuskulatur übertragen werden. Im Extremfall läuft also das Tier mit, um die von außen gesetzten Abbildverschiebungen zu kompensieren; das ist vor allem bei Tieren der Fall, deren Augen oder Augenträger unbeweglich sind. Ähnlich passiv verhielten sich manche Tauben, die nur m i t den bewegten Streifen liefen und dabei förmlich mitgezogen wurden. Dabei wurde die Rhythmik in der Kopfbewegung häufiger unterdrückt, so daß zeitweise für mehrere Schritt Blickfeldkonstanz erreicht wurde.

In den meisten Fällen liefen die Tiere aber mit Geschwindigkeiten, die ungefähr, z.T. auch ziemlich genau, derartige Relativbewegungen des Kopfes zu den bewegten Konturen zuließen, daß die normale Reizsituation in schneller und langsamer Phase weitgehend wiederhergestellt werden konnte und die Kopfschwingungen relativ gleichmäßig ablaufen konnten.

Beim Schreiten g e g e n die Bewegungsrichtung der Muster dürfte gerade der Start eine kritische Phase sein, da das Tier vor allem beim langsamen Schreiten entsprechend langsam verlaufende retinale Abbildverschiebungen erwartet. Wahrscheinlich ermöglicht die Fähigkeit zu rhythmischer Kopfbewegung überhaupt erst das Schreiten gegen die Bewegungsrichtung der Streifen. In der schnellen Phase gleiten die retinalen Abbilder wie beim unbeeinflußtem Schreiten in temporal-nasaler Richtung über die Retina; dabei können zeitweise die exafferenten Anteile deutlich beantwortet werden (vgl. Abb. 27). In der langsamen Phase ist periphere Kompensation der ungewöhnlichen Abbildverschiebungen weitgehend möglich, ohne daß der Körper zum Stillstand gebracht werden muß. Die Tiere reagierten in gleicher Weise auf die Bewegungen von Weitzäunen wie auf die von Gleichzäunen; Unterschiede im Verhalten ließen sich nicht erkennen.

Eine Streifenwand wird bewegt. Das äquidistante Streifenmuster auf der Gegenseite ruhte in diesen Versuchen stets; die Reaktionen der Tiere wurden nicht gefilmt.

Nur ganz selten zeigten die zwischen den Streifenwänden ruhenden Tiere optomotorische Reaktionen des Kopfes; meist machte er spontane Bewegungen in die verschiedensten Richtungen. Deutliche Vorzugstendenzen in der Aus-

richtung von Kopf und Körper fehlten. Während des Schreitens blieben die Kopf- und Beinbewegungen, soweit das mit bloßem Auge erfaßt werden konnte, weitgehend unbeeinflußt. Fast alle Tiere liefen sowohl mit dem bewegten Zaun als auch in die Gegenrichtung. Die Körperhaltung entsprach derjenigen unbeeinflußt schreitender Tiere. Die Tauben liefen in Richtung der Musterbewegung in den meisten Fällen langsamer als der Zaun bewegt wurde. Dabei ließen die Amplituden der Kopfschwingungen in keiner Weise einen Einfluß der Konturverschiebungen erkennen. Meist bewegten sich die Tiere im Bereich der Mittellinie auf der Lauffläche.

Beim Schreiten gegen die Musterbewegung waren ebenfalls kaum Einflüsse zu beobachten. Manchmal wurde der Vorderkörper etwas mehr angehoben getragen als bei der Fortbewegung in ruhender Umgebung.

Eine weitere, genaue Analyse der Kopfbewegungen kann selbstverständlich nur mit Hilfe des Filmbildes durchgeführt werden. In diesem Zusammenhang war es aber vor allem von Interesse, die Reaktionen der Tiere, insbesondere die Koordination der Kopf- und Beinbewegungen beim Schreiten zwischen zwei bewegten Streifenwänden zu untersuchen.

2. Schreitbewegungen durch Kappen geblendeter Tauben

Während des Schreitens in ruhender Umgebung vollendet der Kopf bei Frequenzen über 1,5 Int./Sek. in jedem Schrittintervall eine Schwingung. Bei langsameren Schritten läuft entweder gleichfalls nur eine Schwingung ab, oder es wird ein Zwischenschlag eingeschoben. Dieser führt die bevorzugte Koaktionslage wieder herbei. Zwischen beiderseits bewegten Streifenwänden kommt es nie zu einer völligen Entkoppelung der Kopf- und Beinrhythmen. Zwar kann eine Schwingung vollkommen ausfallen, oder es wird ein Zwischenschlag eingeschaltet; die folgende Aktion setzt aber wieder voll koordiniert ein. Die Synchronisation mit dem Takt der Beinbewegungen ist also n i c h t z u f ä l l i g . Über die Ursachen der rhythmischen Kopfbewegungen lassen sich aber erst genauere Angaben machen, wenn man die Schreitbewegungen auch an Tieren beobachtet, bei denen das Konturensehen ausgeschaltet ist.

Auf beide Augen des zu prüfenden Tieres setzte ich aus einer Doppelschicht Polyäthylen geformte Kugelschalen von 0,8 cm Höhe und 1,2 cm innerem

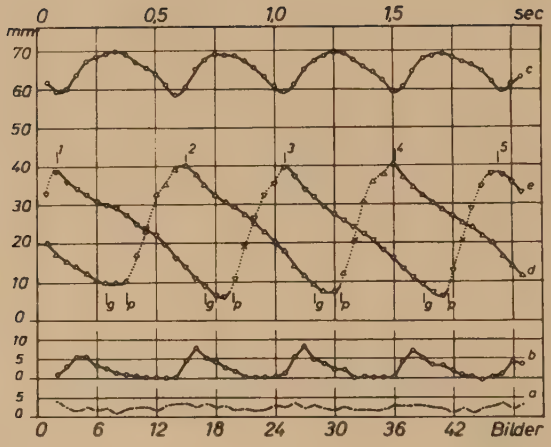

Abb. 28. Schreiten einer erwachsenen Taube bei Ausschaltung des Bildfahrens durch Augenkappen. Schreitfrequenzen zwischen 1,8- und 2,4 Int./Sek. Kopf- und Beinbewegungen sind absolut koordiniert

Durchmesser am basalen Ende und befestigte sie am Kopf mit Leucoplaststreifen (vgl. Seite 27).

Nach Anlegen der Kappen verhielten sich die Tiere zunächst ruhig. Der Kopf wurde oft an den Rumpf gezogen; die Beine wurden zeitweise in sämtlichen Gelenken stark gebeugt, so daß die Fersen nur wenig angehoben waren. Sehr bald setzten seitliche Schüttelbewegungen des Kopfes ein. Schließlich wurde auch das eine oder andere Bein zum Kopf geführt und kratzte an den Kappen.

Die Aufmerksamkeit der geblendeten Tauben konnte jederzeit durch allgemeine Geräusche wie Pfeifen, Klappern mit Blech oder durch speziellere wie Balzrufe oder Warnrufe anderer Tauben erregt werden. Dabei wurde der Hals extrem gestreckt. Spontanes Schreiten trat selten auf, und dann nur für zwei bis drei Schritte. Dabei pendelte der Kopf deutlich koordiniert mit den Beinbewegungen. Führte man die Tiere längere Zeit mit den Händen, so löste sich allmählich ihre Passivität. Schließlich genügte bei einigen Tieren eine kurze Berührung der Flanken oder der Beine, um sie zu länger anhaltendem Schreiten zu bewegen. Nicht selten liefen Tauben unter diesen Umständen mit einer größeren Anzahl von Schritten in gerader Richtung. Die Bewegungen verliefen zeitweise stereotyp und automatenhaft wie bei einem Spielzeugtier.

In Abb. 28 schreitet ein geblendetes Tier mit Frequenzen zwischen 1,8 Int./Sek. und 2,4 Int./Sek. Die Bewegungen beider Beine (d und e) verlaufen sehr gleichmäßig. Das Schwungbein wird stets im vorderen Umkehrpunkt aufgesetzt; beim unbeeinflußten Schreiten berührt es die Unterlage in der Regel etwas später. Die Beine sind meist etwas mehr gebeugt als bei Normaltieren; besonders das Schwungbein knickt während des Aufsetzens in den Gelenken stärker ein. Der Kopf schwingt sehr gleichförmig (Kurve c). Der Q_s-Wert für die beim Vorschwingen zurückgelegte Strecke liegt bei etwa 17 % und ist damit etwas geringer geworden als beim unbeeinflußten Schreiten (vgl. Abb. 6; Kurve b). In jedem Schrittintervall läuft eine volle Kopfschwingung ab; die Phasenbeziehungen zu den Bewegungen der Beine sind also nicht beeinträchtigt worden. Nach Ablauf jeder Schwingung erreicht der Kopf am Rumpf wieder genau die gleiche Lage wie zu Beginn des Vorpendelns. Obwohl eine visuelle Kontrolle der jeweiligen Bewegung nicht möglich ist, bleibt der Kopf während der er-

sten drei Schritte für 4/24 Sek. und 5/24 Sek. im Anschluß an die schnellere Vorwärtsbewegung in völliger Ruhe.

Geblendete Tauben schreiten bevorzugt langsam; nur selten werden Frequenzen um 3,4 Int./Sek. erreicht. Abb. 29 zeigt die Bewegungen desselben Tieres bei Schreitfrequenzen zwischen 2,7- und 3 Int./Sek. Die Taube schreitet etwas schräg; daher steigt die Kurve für die Bewegung des Kopfes am Körper (Kurve c) nach rechts etwas an. Während eines jeden Schrittes schwingt der Kopf einmal; die von den rhythmischen Aktionen des Kopfes und den alternierenden Bewegungen der Beine eingehaltene Phasenbeziehung entspricht vollkommen den Koaktionslagen in Abb. 28. Die absolute Bewegung des Kopfes (Kurve b) verläuft jedoch etwas abweichend. In den Intervallen zwischen den Abschnitten mit höherer Geschwindigkeit ist ein kontinuierliches, wenn auch langsames Vorwärtswandern zu beobachten. In diesem Fall macht sich also die fehlende optische Kontrolle bemerkbar. Da der Kopf während des Nachhintenschwingens am Körper stets geringe Absolutbewegung zeigt, die bei sehenden Tieren in dieser Phase fehlt, fällt die Amplitude der Kopfschwingungen auch kleiner aus. Die Q_s-Werte liegen bei 13 % und 17 %.

Nicht immer pendelt der Kopf bei ein und demselben Tier nach Blendung wie in den bisher geschilderten Beispielen. Zeitweise wird er fast unbewegt am Rumpf getragen (Abb. 30). Das Tier schreitet mit etwa 3,3 Int./Sek. Die Kopfbewegung (Kurve b) gibt hauptsächlich die Geschwindigkeitsänderungen des Körpers (Kurve a) wieder. Daher sind in Kurve c Schwingungen gerade nur angedeutet. Derartig reduzierte Aktionen sind aber selten; meist bricht die Rhythmik stärker durch, wenn auch selten so stark wie in Abb. 28. Der Kopf bleibt meist dann unbewegt, wenn der Hals während des Schreitens näher an die Schultern gezogen wird; gleichzeitig werden dann auch die Beine in den Gelenken schwächer gestreckt. Rhythmische Kopfschwingungen lassen sich aber jederzeit wieder auslösen, wenn das Tier in einen Zustand erhöhter Aktivität versetzt wird, etwa durch Geräusche, Berührung oder durch Auf- und Abbewegen der Hand, auf der die Taube hockt. Beim anschließenden Schreiten wird der Kopf wieder erhoben getragen und pendelt wie bei sehenden Tauben.

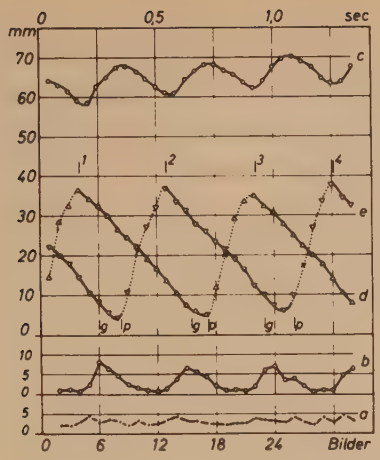

Abb. 29. Schreiten einer erwachsenen Taube bei Ausschaltung des Konturensehens; absolute Koordination bei Frequenzen zwischen 2,7- und 3 Int./Sek. Kurve b zeigt zwischen den Phasen mit höherer Bewegungsgeschwindigkeit eine geringe Progressivbewegung des Kopfes (vgl. aber Abb. 3)

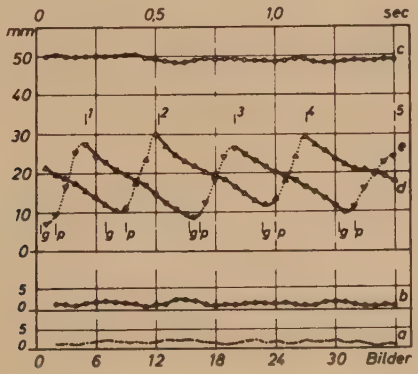

Abb. 30. Ebenso wie Abb. 29; Schreitfrequenzen zwischen 2,7- und 3,4 Int./Sek. In Kurve c sind die Kopfschwingungen gerade noch angedeutet

Beim langsamen Schreiten mit Schrittfolgen von weniger als 1,7 Int./Sek. kann bei sehenden Tauben eine einzige Schwungung den Kopf nicht wieder in die Ausgangslage zurückführen; diese Erscheinung wurde auf eine Koppelung der Kopfbewegung an die momentane motorische Aktivität zurückgeführt. Diese Beziehungen sind wohl auch durch Aufsetzen von Homogenkappen nicht zu beeinflussen (Abb. 31). Die Schreitfrequenzen liegen zwischen 1,5- und 1,8 Int./Sek. Der Kopfschwingung B schließt sich ein kleiner Zwischenschlag Z an. Auf diese Weise wird erreicht, daß der Kopf nach Ablauf des Schrittintervalls vom Körperende wieder genau so weit entfernt ist wie zu Beginn des Schrittes. Leider liegt gerade in dieser Hinsicht zu wenig Material vor, um quantitative Angaben über die Zwischenschläge bei noch langsameren Schritten zu erlauben. Derartige Zweitschwingungen sind zuweilen beim langsamen Schreiten geblendeter Tiere deutlich zu sehen.

Zwar ist bei allen Tauben ein gesetzmäßiger Wechsel von schneller ablaufender und verzögerter Bewegung des Kopfes zu beobachten, aber selbst während langsamer Schritte sind Phasen völliger Ruhe nur z. T. realisiert (vgl. Abb. 28 und Abb. 31). DUNLAP und MOWRER (1931) konnten an durch Kopfkappen geblendeten Tauben und Hühnern, wenn diese mit den Händen geführt wurden, keine Kopfschwingungen beobachten. Ein frei schreitendes Huhn jedoch, dessen Augen mit Homogenkappen bedeckt waren, zeigte nach BANGERT (1960) etwa den gleichen Verlauf der rhythmischen Kopfbewegungen, wie er für eine Taube in Abb. 29 aufgezeichnet ist.

Trotz Ausschaltung der unter normalen Bedingungen über das Auge ausgelösten Reafferenzen schwingt demnach der Kopf rhythmisch. Die Schwingungen entstehen also unabhängig von Außenreizen. Außerdem sind sie mit den Bewegungen beider Beine streng koordiniert: Der Kopf beginnt die neue Vorwärtsbewegung, sobald die Phalangen aufsetzen. Den Gleichlauf von Kopf- und Beinbewegungen kann also eine Taube bei verschiedenem Schrittempo auch ohne optische Informationen über die jeweilige Bewegung des Kopfes selbst herstellen.

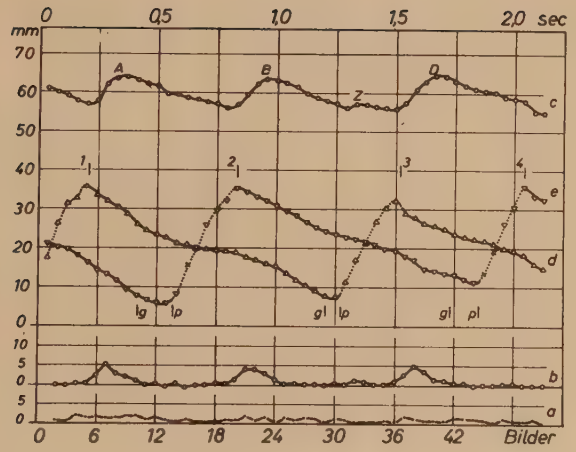

Abb. 31. Drei Schritte einer Taube, deren Augen durch Homogenkappen bedeckt sind; die Kopf- und Beinbewegungen sind im 1. und 3. Schrittintervall bei 1,6- bzw. 1,8 Int./Sek. absolut koordiniert. Im 2. Schrittintervall bei 1,5 Int./Sek. wird ein kleiner Zwischenschlag Z eingeschaltet

3. Das Schreiten bei beeinflußten Beinbewegungen

Die Flossen von Fischen, denen die Medulla durchtrennt ist, können unabhängig voneinander in ihrem Eigenrhythmus schwingen (v. HOLST 1935 b). Oft sind jedoch die Rhythmen relativ koordiniert; in diesen Fällen kommt es zur Bildung von verschiedenen Periodenformen (v. HOLST 1939). An unter normalen Bedingungen schreitenden Tauben ließ sich in den Schwingungen des Kopfes ein bei konstanter Frequenz tätiger Eigenrhythmus nicht beobachten. Auch bei niedrigen Schreitfrequenzen besteht weitgehend eine enge Kopplung zwischen Bein- und Kopfbewegungen. Mehrere frei Schwingungen ließen sich nur in einem Fall feststellen. Eine durch den Untersucher in einem der rhythmischen Prozesse gesetzte Hemmung, entweder in den Beinbewegungen oder in den Kopfschwingungen, sollte einen Einblick in die Funktionsweise des koordinierenden Mechanismus ermöglichen.

Zu diesem Zweck wurden über beide Läufe die zu Ösen geknüpften Enden eines Gummibändchens gezogen. Die Länge des ungedehnten Fadens war so bemessen, daß die Beine nicht ganz die gewohnten Exkursionen ausführen konnten. Einige Tiere wurden erst drei Wochen nach Anlegen des Gummibandes gefilmt, andere unmittelbar nach dem Eingriff. Anfangs stolperten die Tiere häufiger; kurze Zeit später aber liefen sie schon zügig, ohne daß Gleichgewichtsstörungen zu beobachten waren. Die Tiere, die sich über längere Zeit an die neue Situation gewöhnen konnten, bewegten sich nicht anders als Tauben, die kurze Zeit nach Anlegen des Bandes gefilmt wurden.

In Abb. 32 schreitet ein Tier bei Frequenzen von 4 Int./Sek., 3,4- und 2,9-, sowie 4,3 Int./Sek. Im Gegensatz zu einem unbeeinflußt schreitenden Tier ist die Körpergeschwindigkeit bei sämtlichen Schritten ungefähr gleich. Der Wechsel in der Schrittfolge wird vor allem dadurch verursacht, daß einmal das Standbein vorm Abheben verschieden weit am Körper schwanzwärts wandert, und zum anderen das Schwungbein unterschiedlich weit nach vorn bewegt wird. Die Rhythmik des Kopfes (Kurve c) ist mit den Bewegungen beider Beine fest koordiniert. Allerdings beginnt jede Kopfschwingung relativ zu den Beinbewegungen jeweils etwas später als bei einem Normaltier. Wesentlich stärker in Erscheinung treten Veränderungen im räumlichen Ablauf der Kopfbewegungen. Bei g l e i c h e r Körpergeschwindigkeit sind in vielen Fällen die Amplituden bei 2 Int./Sek. bzw. 3 Int./Sek. genauso groß wie bei 4 Int./Sek.,

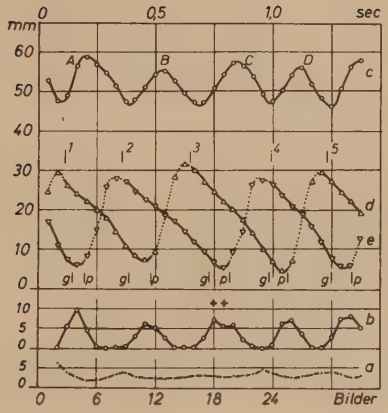

Abb. 32. Durch Anlegen eines Gummibandes beeinflußte Beinbewegungen einer erwachsenen Taube; absolute Koordination bei Frequenzen zwischen 2,8 Int./Sek. und 4,3 Int./Sek. Die Geschwindigkeit des Körpers ist in sämtlichen Schrittintervallen etwa gleich. In + bei Kurve b wird das Oberlid abgeschlagen

z.T. sogar größer. In Abb. 32 ist der Gipfel C bei 2,9 Int./Sek. höher als D bei 4,3 Int./Sek. und B bei 3,4 Int./Sek. (vgl. aber Abb. 6; Kurve a). Die absolute Bewegung des Kopfes (Kurve b) ist jeweils durch Ruhepausen unterbrochen. Die zeitlichen Verhältnisse werden durch das Anlegen des Gummibandes nur unwesentlich beeinflußt.

Abb. 33 zeigt die Bewegung eines Tieres bei Schrittfolgen von 2 Int./Sek., 3,4-, 4,1- und 3 Int./Sek. Die lineare Geschwindigkeit des Körpers (Kurve a) ist im zweiten und vierten Schrittintervall etwas höher als im ersten und dritten. Wie in Abb. 32 legt aber der Körper bei niedrigen Frequenzen im Schrittintervall eine z.T. wesentlich größere Wegstrecke zurück als bei höheren (vgl. aber Abb. 10). In den freien Phasen beider Beine (d und e) treten Unregelmäßigkeiten auf. Im ersten Schrittintervall bleibt das linke Bein (e) kurz nach dem Abheben für längere Zeit unbewegt. Obwohl auf diese Weise das Schrittintervall "unbeabsichtigt" verlängert wird, bleibt die absolute Koordination zwischen den Kopfschwingungen (Kurve c) und den Beinbewegungen erhalten. Die Vorwärtsbewegung in B setzt zum gewohnten Zeitpunkt ein; fällt also mit dem Aufsetzen des Schwungbeines zusammen. In C schwingt der Kopf bei 4,1 Int./Sek. mit bedeutend geringerer Amplitude als beim normalen Schreiten (der Q_s-Wert beträgt 13 %); der Körper (Kurve a) bewegt sich nur selben Zeit langsamer voran (Bild 28 bis 33) als während der übrigen Kopfbewegungen. Die Q_s-Werte für A, B und D liegen bei 20 %. Der Kopf erreicht nach Ablauf jeder Schwingung wieder ziemlich genau dasselbe Niveau wie zu Beginn.

Gelegentlich kommt es vor, daß im Verlauf einiger zügiger Schritte das Schwungbein für ungewöhnlich lange Zeit frei bewegt wird (Abb. 34). Die Schreitfrequenzen liegen bei 5 Int./Sek., 2,2-, 4- und 2,1 Int./Sek. Der Körper bewegt sich in diesem Beispiel bei schnelleren Schritten mit höherer Geschwindigkeit voran als bei langsamen. Die Kurve c für die Kopfschwingung verläuft unregelmäßig. Das betrifft allerdings nur die r ä u m l i c h e n Verhältnisse. In ihrer z e i t l i c h e n Abfolge sind die Kopfschwingungen in gleicher Weise mit den alternierenden Bewegungen beider Beine koordiniert wie bei unbeeinflußt schreitenden Tauben: Jede erneute Aktion des Kopfes beginnt etwa gleichzeitig mit dem Aufsetzen des Schwung-

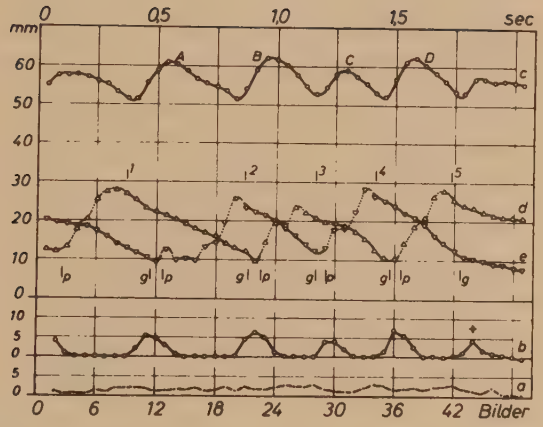

Abb. 33. Durch Anlegen eines Gummibandes stärker beeinflußte Beinbewegungen einer erwachsenen Taube; absolute Koordination bei Frequenzen zwischen 2- und 4 Int./Sek. Im 1. Schrittintervall verläuft die Vorwärtsbewegung des Schwungbeines zeitlich gedehnt und unregelmäßig; die Schrittweite ist in allen Fällen reduziert. In + bei Kurve b wird das Oberlid abgeschlagen

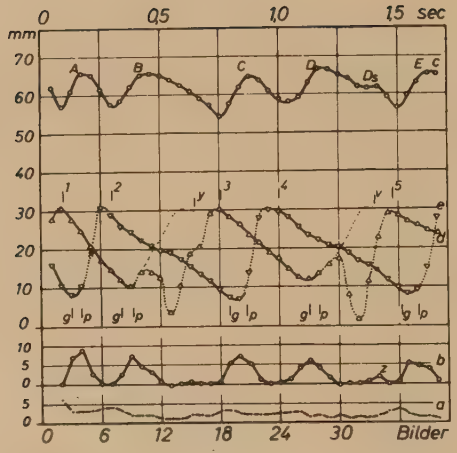

Abb. 34. Durch Anlegen eines Gummibandes beeinflußte Beinbewegungen einer erwachsenen Taube; Kopf- und Beinbewegungen sind bei Frequenzen zwischen 2,1- und 5 Int./Sek. absolut koordiniert. Im 2. und 4. Schrittintervall beschreibt die Bewegung des Schwungbeines eine irreguläre Schleife. Für die anfangs intendierten Bewegungen wurde ihr weiterer Verlauf in ·· ·· ·· mit den entsprechenden Aufsetzpunkten y bzw. v konstruiert. Näheres im Text

beines oder nur wenig später. Die Kopfschwingung A verläuft regulär; in der Schwingung B wird aber der Kopf nicht weit genug nach vorn bewegt, daher kommt er in Bild 18 dem Körperende näher zu stehen als in Bild 7. Unter normalen Bedingungen kommen derartig starke Abweichungen nur bei Frequenzen unter 1,7 Int./Sek. vor (vgl. Abb. 4 und 9). Gleichzeitig beschreibt die Bewegung des rechten Beines (d) in der freien Phase eine Schleife, d.h. das Bein wird nach dem Abheben ein Stück rückwärts geführt und schwingt dann erst nach vorn. Wird der Aufsetzpunkt y für die anfangs intendierte Bewegung konstruiert, so zeigt sich, daß die Kopfschwingung B unter diesen Umständen regulär verlaufen würde. In der Kopfschwingung C, die in der ersten Halbperiode mit erhöhter Amplitude abläuft, pendelt der Kopf wieder auf das normale Niveau ein. Im vierten Schrittintervall zwischen 4 und 5 schwingt das rechte Bein (d) erneut nach hinten. In der Kopfbewegung (Kurve c) tritt während des Rückschwingens in D_s ein "Sattel" auf; der Kopf bewegt sich gleichzeitig in Z relativ zur ruhenden Umgebung (Kurve b) deutlich voran. Die Verhältnisse liegen ähnlich wie im zweiten Schrittintervall: Das Bein sollte etwa in v aufsetzen; die Kopfschwingung D würde ohne Sattelbildung dann regulär verlaufen. Das Bein setzt jedoch in 5 auf. Der Kopf würde jetzt ein beträchtliches Stück weiter schwanzwärts zu stehen kommen, etwa wie in Schwingung B, wenn nicht der angedeutete Zwischenschlag einsetzte. Zunächst hat es den Anschein, als behaupte die Kopfbewegung in diesem Beispiel eine - wenn auch erheblich unterdrückte - Eigenrhythmik. Bei gleichmäßiger Körperbewegung treten jedoch stets Bewegungsmuster auf, wie sie im zweiten Schrittintervall aufgezeichnet sind. Zu Sattelbildungen oder deutlichen Zwischenschläge kommt es nur dann, wenn der Körper während des Vor- und Zurückschwingens des Schwungbeines fast wie bei einem Sprung vorwärts gestoßen wird. Auch in diesen Fällen wird die Bewegung des Kopfes sehr bald wieder blockiert, so daß es eben nur zu kleinen Zwischenschlägen, nie aber zu freien Schwingungen kommt.

Die hier vorliegenden Befunde können in mancher Hinsicht einen Einblick in die funktionellen Zusammenhänge zwischen Kopf- und Beinbewegungen gewähren. Der Bewegungsgeschwindigkeit der Beine waren nach oben Grenzen gesetzt; in allen Fällen wurden auch die Amplituden der Beinbewegunggen verringert, z.T. recht erheblich (Abb. 33). Auf diese Weise konnten die

Beziehungen zwischen Schrittempo und den entsprechenden Wegstrecken, die der Körper jeweils im Schrittintervall zurücklegt, im Vergleich zu unbeeinflußt schreitenden Tieren zeitweise beträchtlich verändert werden. Dabei ließen sich die linearen Geschwindigkeiten des Körpers bei verschiedenen Frequenzen entweder etwa konstant halten (vgl. Abb. 32), oder sie waren bei schnellen Schritten sogar geringer als bei langsamen (vgl. Abb. 33). Trotz dieser Entkoppelung von Schreitfrequenz und Bewegungsgeschwindigkeit der Beine blieben einmal in den Kopf- und Beinrhythmen die Koaktionslagen unverändert, andererseits war auch der räumliche Verlauf der Kopfschwingungen nicht wesentlich beeinträchtigt. Nach Ablauf der meisten Schwingungen war der Abstand der Schnabelspitze vom Körperende wieder ziemlich genau der gleiche wie zu Beginn dieser Schwingungen.

Gerade die Bewegungsmuster, wie sie in Abb. 34 anzutreffen sind, lassen deutlich werden, in welch starkem Maße die zeitliche Abfolge der Kopfschwingungen von den Beinbewegungen bestimmt wird. Der Kopf wird solange relativ zum ruhenden Streifenmuster unbewegt gehalten (dabei schwingt er schwanzwärts), bis das Schwungbein aufsetzt oder den vorderen Umkehrpunkt erreicht hat.

Allem Anschein nach können auch Erregungen, die auf propriozeptorischer Basis entstehen, den Zeitpunkt für das Einsetzen der Kopfschwingungen bestimmen. Nur wenn der Körper kräftig nach vorn gestoßen wird, setzt ein Zwischenschlag ein.

VII. Bewegungsformen der Nestlinge

Die Aufzucht der jungen Tauben erfolgte unter denselben Bedingungen wie bei der Haltung der erwachsenen Tiere. Auf den Boden der Käfige setzte ich einen Betonnapf von 15 cm lichter Weite und 6 cm Höhe; dieser Nestnapf enthielt schon das von mir zubereitete Nistmaterial - auf etwa 4 cm Länge zugeschnittene Holzwolle. Zur günstigen Beobachtung wurde der bis zur oberen Kante ausgefüllte Napf an die Frontseite der Käfige gesetzt. Während der Aufzuchtperioden wurdendem Standardfutter Hirse und Rübsamen beigemischt. Dem Trinkwasser fügte ich des öfteren Vitaminpräparate hinzu.

Defektbruten kamen nur selten vor. 20 Tauben, die ohne Ausnahme die Geschlechtsreife erreichten, beobachtete ich vom Augenblick des Schlüpfens ab bis etwa zum 30. Lebenstag. Das Ziel der Untersuchungen war, eine möglichst genaue Kenntnis von der Entwicklung des Schreitens zu erlangen. Dabei habe ich zunächst bewußt darauf verzichtet, die angeborenen und die erworbenen Anteile genauer zu bestimmen. Es kam nur darauf an, die verschiedenen Möglichkeiten der Fortbewegung deskriptiv zu erfassen und mit Hilfe der Filmaufnahmen eine Koordinationsanalyse durchzuführen. Den Entwicklungsprozeß der Lokomotionsformen betrachtete ich stets im Vergleich mit Beobachtungen über das Verhalten der Tiere in anderen Funktionskreisen. Auf diese Weise können u.a. sehr leicht Fehlentwicklungen aufgedeckt werden, sobald die Daten einzelner Tiere verglichen werden.

In den ersten Lebenstagen werden die beiden Jungen während der längsten Zeit des Tages von den Alttieren gehudert. Sie sind daher selten vollständig zu sehen; außerdem sind die Nestlinge anfangs relativ bewegungsträge. Um in diesem Entwicklungsabschnitt ausreichendes Material zu bekommen, ist es notwendig, sechs bis acht Stunden täglich zu beobachten. Nachdem ich das Verhalten unter normalen Bedingungen genau studiert hatte, konnte ich, um weitere Daten zu bekommen, die Jungtauben in die der jeweiligen Fragestellung entsprechenden Situationen bringen, ohne verfälschte Ergebnisse zu erhalten.

1. Die Koordination der Kopf- und Extremitätenbewegungen

Während des Schlüpfaktes beim Herausschieben aus der spitzeren Eikalotte zeigen sich wiederholt Phasen stärkerer motorischer Aktivität, denen jeweils Pausen mit völliger Bewegungsruhe folgen. Die Motorik ist mehr allgemeiner Art; dabei arbeiten Kopf, Beine und Flügel. Die Koordination zwischen den einzelnen Bewegungen kann kaum festgestellt werden, da die Extremitäten sich zum größten Teil innerhalb der Eischale befinden. Kommt ein Flügel frei, so wird er gleichmäßig rudernd bewegt. Die Beine werden in den z.T. sichtbaren Kniegelenken hin und wieder gestreckt und gebeugt. Auf diese Weise schiebt sich der Jungvogel aus der Eischale.

In den ersten Stunden nach dem Schlüpfen ist der Kopf nur wenig an den Kör-

per gezogen. Bei relativ stark gestrecktem Hals liegt er oft seitlich, stets aber mit der Schnabelspitze der Unterlage auf. Bis zum Alter von etwa fünf bis sechs Tagen kommt es relativ häufig vor, daß das ruhende Tier den Schnabel auf die Holzwolle setzt; der Kopf ist dabei stark an die Schultern gezogen. Meist wird der Hals noch weiter eingezogen, so daß der Unterkiefer bei angehobener Schnabelspitze auf dem prall gefüllten Kropf ruht. Wenn die Schnabelspitze bei älteren Tieren auch zeitweise noch auf der Unterlage ruht, so wird der Kopf doch angehoben, wenn die Alttiere das Nest verlassen.

Junge Lachtauben schlüpfen mit geschlossenen Lidnähten. Schon bald nach dem Verlassen der Eischale zeigen sie Ansätze zu verschiedenartiger lokomotorischer Tätigkeit. Verschiedentlich kommt es vor, daß nach erfolgter Fütterung oder im Anschluß an eine Bewegung des hudernden Alttieres eines der Jungtiere gar nicht oder nur noch zum Teil vom Bauch- und Brustgefieder bedeckt wird. Oft reagiert die junge Taube in dieser ungewohnten Situation mit motorischen Äußerungen allgemeiner Art: Der Hals wird etwas angehoben, der frei getragene Kopf schwankt in seitlicher Richtung hin und her, und beide Flügel vollführen relativ langsame Auf- und Abbewegungen. Häufig zeigt das unbedeckte Tier außer einem Einziehen des Kopfes keine weiteren Bewegungen. Diese werden jedoch in derartigen Situationen in der Regel durch ein Verhalten der Alttiere ausgelöst, das bis zum sechsten Lebenstag andauert. Mit dem nur wenig geöffneten Schnabel "ergreift" oder betastet der hudernde Vogel die Zehen, den Lauf oder auch die Hände des Nestlings. Dieses kann man seltener beobachten, wenn beide Jungtauben von dem Alttier völlig bedeckt sind; dabei wird auch zeitweise der Kopf des Jungtieres mit der Schnabelspitze betastet. Welchem Funktionskreis diese Handlungen der erwachsenen Tauben zuzuordnen sind, soll hier nicht erörtert werden. In jedem Fall führen sie zu einer biologisch sinnvollen Reaktion des Nestlings: Das frei liegende Tier beginnt Kopf und Extremitäten in verschiedener Weise zu bewegen.

Bis zum Alter von sechs bis sieben Tagen ist lineare Fortbewegung der Jungen in starkem Maße von äußeren Faktoren abhängig. Während dieser Zeit werden die beiden Jungen bis auf allmählich zunehmende Pausen dauernd ge-

Wenn ein Jungtier im Anschluß an eine Fütterung, nach dem Koten oder nach der Ablösung des einen Elters durch den Partner z. T. unbedeckt liegt, so zeigen sich entweder infolge der direkten Berührung mit dem Schnabel des Alttieres (s. o.) oder durch den wechselnden Kontakt mit den Federn des sich "einschaukelnden" Alttieres erste lokomotorische Initialbewegungen. Der Hals wird ziemlich stark in vertikaler Richtung ausgefahren; dabei macht der Kopf seitliche, unregelmäßige Pendelbewegungen von geringer Amplitude; gleichzeitig überlagern sich diesen Schwankungen in der Medianebene verlaufende Vor- und Rückwärtsschwingungen. Wird jetzt durch fehlorientierte Bewegungen der Kontakt mit dem Federkleid des Alttieres vollends unterbrochen, (was häufig vorkommt) so zieht das Tier nach schnellem Abklingen der Reaktion den Kopf wieder an die Schultern heran. Gelingt es ihm dagegen, mit dem Kopf stärker in das Federkleid des Elters vorzudringen, so wird der Hals stärker nach vorn gestreckt, und schließlich der zur Spitze hin abwärts geneigte Schnabel in das Nistmaterial gesetzt. Der Hals ist dabei extrem nach vorn ausgefahren; er ist besonders in den ersten Lebenstagen meist nur wenig von der Unterlage abgehoben. Jede weitere Fortbewegung kann, vor allem in den ersten Lebenstagen, unterbunden werden, wenn man den Altvogel zu diesem Zeitpunkt anhebt, so daß das Jungtier frei liegt. Im anderen Falle jedoch kriecht die junge Taube in Richtung Nestmitte.

Beide Beine liegen in der gesamten Länge des Laufes der Unterlage auf. In den ersten Stunden nach dem Schlüpfen sind die Zehen manchmal zur "Faust" gekrümmt; später werden sie stets gestreckt. Während der Körper jetzt von beiden Beinen voranbewegt wird, und die Fersen sich zunehmend nach hinten bewegen, wird ein Flügel allein seitwärts gestreckt, oder es werden gleich häufig auch beide Flügel abduziert. Die vorderen Extremitäten werden dann mit mäßiger Geschwindigkeit und geringer Amplitude auf und ab bewegt (im letzten Fall schwingen beide Flügel synchron). Währenddessen schiebt sich der Körper weiter voran; das dem Körperende näher stehende Bein wird in der Ferse angehoben. Schließlich bildet die Längsachse des Laufes mit der horizontalen Unterlage einen Anstiegswinkel zwischen 45^{o} und 90^{o} (über die Hinterzehe gemessen). Die Flügel haben inzwischen eine Schwingung oder mehrere ausgeführt. In der Abschlagsphase wird jetzt in jedem Fall ein Flügel bei etwas seitlicher Abduktion nach unten bis auf die Unterlage geführt.

Bewegten sich anfangs beide Flügel synchron, so kann der andere in gleicher Weise auf die Holzwolle gesetzt werden; oder er wird nur wenig abwärts bewegt und bleibt dann in der Ruhestellung frei am Körper. Kurze Zeit, nachdem der Flügel aufgesetzt wurde, hebt das gleichseitige Bein in den Phalangen von der Unterlage ab, wird bei etwa horizontal getragenem Lauf sehr schnell frei nach vorn geführt und mit Zehen und Ferse gleichzeitig aufgesetzt. Der Flügel dieser Seite hebt kurze Zeit später ab und geht in die Ruhelage zurück. Der Rumpf hat sich inzwischen etwas voranbewegt; der Abstand zu dem mit der Schnabelspitze in der Holzwolle verankerten Kopf ist geringer geworden, der Hals wird dabei schon weniger gestreckt und von der Unterlage abgehoben. In der Stemmphase beider Beine schiebt sich der Körper weiter voran. Die Flügel treten erneut in Aktion. Es können wiederum beide Flügel rhythmische Schwingungen ausführen; oder es wird nur ein Flügel wenige Male auf und ab bewegt und zwar dann auf der Körperseite, auf der das Bein bisher stets am Boden blieb. Dieses ist in der Stemmphase weiterhin schwanzwärts geschoben worden. Die Ferse hebt von der Unterlage ab, und wenig später wird der ipsilaterale Flügel in der Abschlagphase mit der Handkante auf die Unterlage gesetzt. Oft bewegen sich auch beide Flügel synchron abwärts und berühren mit den Händen die Unterlage. Kurze Zeit später hebt das mehr schwanzwärtige Bein mit den Phalangen von der Unterlage ab, schwingt rasch nach vorn und setzt in Ferse und Zehen gleichzeitig auf. Etwas später wird der Flügel wieder in die Ruhestellung zurückbewegt.

Inzwischen hat sich durch die Vorwärtsbewegung des Rumpfes der Abstand zwischen Schnabelspitze und Vorderkörper erheblich verringert. Der Kopf, bisher mit der Schnabelspitze stets oberflächlich in der Holzwolle verankert, weist in der Schnabellängsachse fast senkrecht nach unten. Er wird jetzt angehoben, unter starker Streckung des Halses frei nach vorn bewegt und relativtiv weit vor dem Rumpf mit der Schnabelspitze erneut auf das Nistmaterial gesetzt. Darauf folgen wieder zwei oder auch drei alternierend verlaufende Beinbewegungen mit entsprechenden ipsilateralen oder auch beidseitigen "Kompensationsbewegungen" der Flügel.

Diese Art der Fortbewegung ist eine Vorstufe des Schreitens erwachsener Tauben; es konnten sämtliche Übergänge zwischen beiden Bewegungsweisen beobachtet werden. Bei älteren Tieren wurde das Schrittintervall als Bewe-

gungseinheit betrachtet; die quantitative Analyse rechtfertigte diese zeitliche und räumliche Aufgliederung der Schreitbewegungen. Innerhalb eines Schrittintervalls läuft bei schnelleren Schritten eine vollständige Pendelbewegung des Kopfes ab; bei sehr langsamen Schrittfolgen sind es meist deren zwei. Bei Nestlingen, deren Bewegungen oben beschrieben wurden, erstreckt sich die Periode einer Kopfschwingung über zwei, häufig auch über drei Einzelschritte; durch die Anwendung der Kopfstütze wird hierbei ein "Spannerraupen-Prinzip" verwirklicht.

Außerhalb des Nestes oder in unbedecktem Zustand machen die Tiere, vor allem in den ersten Lebenstagen, spontan nur selten eine größere Anzahl von Beinbewegungen; das Kriechen hängt weitgehend von äußeren Faktoren ab. Für die Auslösung der Initialbewegungen sind u.a. taktile Reize notwendig, die weiterhin auch die Lokomotion aufrecht erhalten. Die natürlichen Bedingungen können mit Erfolg nachgeahmt werden, wenn man auf Kopf und Vorderkörper des Tieres einen Wattebausch legt. Augenblicklich beginnt die Taube, sich in den Wattebauch hineinzubohren. Dauernde Berührung an den Flanken kann schließlich ebenfalls einige Schritte auslösen. Die Koordination der einzelnen Bewegungen wird jedoch unter den verschiedensten Bedingungen beibehalten. Sie beruht auf endogenen Prozesse; die funktionellen Zusammenhänge darf man wohl als Erbkoordination ansehen (vgl. LORENZ 1937). Es zeigt sich nämlich, daß einzelne Tiere schon etwa eine Stunde nach dem Schlüpfen einen Platzwechsel mit alternierenden Beinbewegungen vornehmen; Kopf und Flügel werden in diesem Alter ebenso bewegt wie bei zwei Tage älteren Tieren.

Mit zunehmendem Alter werden die Aktionen zügiger. Bis zum dritten Lebenstag treten vor allem in den Bewegungen von Beinen und Flügeln Veränderungen auf: Die Beine werden, bevor sie von der Unterlage abheben, nicht mehr soweit nach hinten geführt wie am ersten Lebenstag; hierbei wird die Ferse von Tag zu Tag weniger von der Unterlage abgehoben. Beide Beine setzen aber weiterhin in der vollen Länge des Laufes auf. Am ersten und zweiten Lebenstag sind die Flügel- und Beinbewegungen r e l a t i v koordiniert: Während eines Schrittes schwingt entweder ein Flügel wenige Male auf und ab, oder es bewegen sich sogar b e i d e Flügel. Außerdem werden häufig kurz vor dem Abheben des am Körperende befindlichen Beines beide Flügel gleichzeitig mit

der Hand aufgesetzt.

> Am zweiten Lebenstag bricht bei einigen Tauben auf einem Auge die Lidnaht etwas auf; die meisten Tiere öffnen dann am dritten Lebenstag beide Augen. Der Lidspalt wird schon unmittelbar nach erfolgtem Durchbruch vor allem bei aufgezwungenen Bewegungen geöffnet, so z.B. wenn das Tier auf den Rücken gelegt wird, z.T. aber auch bei spontanen Bewegungen des Kopfes, und zwar hauptsächlich während der Fütterung. Am dritten und vierten Lebenstag brechen an Händen und Flanken Blutkiele durch.

In diesem Alter wie auch in den folgenden Tagen kriechen die Tauben weiterhin mit dauernder Kopfstütze; d.h. der Kopf bleibt für zwei oder drei alternierende Beinbewegungen am Ort, wird dann von der Unterlage abgehoben und erneut für wenige Schritte mit der Schnabelspitze auf die Unterlage gesetzt. Im Alter von vier Tagen ist die Koordination der Bein- und Flügelbewegungen nur noch selten relativ. In der Stemmphase beider Beine ruhen die Fersen weiterhin auf der Unterlage, während beide Flügel unbewegt am Körper getragen werden. Kurz vor dem Abheben des rückwärtigen Beines wird allein der gleichseitige Flügel abwärts bewegt, dabei ist er nicht mehr seitlich abduziert, und mit der Handkante auf die Unterlage gesetzt. Danach heben die Phalangen ab. Die Koordination ist also a b s o l u t geworden: Jeder Schwingung eines Beines sind eine entsprechende Ab- und Aufwärtsbewegung des ipsilateralen Flügels zugeordnet. Dieses 1:1-Verhältnis ist am ersten und zweiten Lebenstag weit seltener zu beobachten. Die Ferse wird vor dem Abheben der Phalangen nur noch wenig abgehoben; die Längsachse des Laufes schließt mit der horizontalen Unterlage einen Winkel von etwa 30^{o} ein. In den folgenden Tagen ändert sich die Koordination der Bewegungen nicht.

Abb. 35 zeigt die Bewegungen einer f ü n f Tage alten Taube beim Kriechen auf einer mit Holzwolle beklebten Unterlage. Es wurde in diesem Fall senkrecht von oben gefilmt. Die Aufnahmefrequenz beträgt ausnahmsweise 16 Bilder/Sek. Bein- und Flügelbewegungen sind absolut koordiniert. Der Körper (Kurve a) bewegt sich vorwiegend schubweise; oft treten mehr passiv bedingte, geringe Rückwärtsbewegungen auf. Die Beine (d und e) bewegen sich alternierend , dasselbe gilt auch für die Flügel (Kurven f und g). In der Ruhelage be-

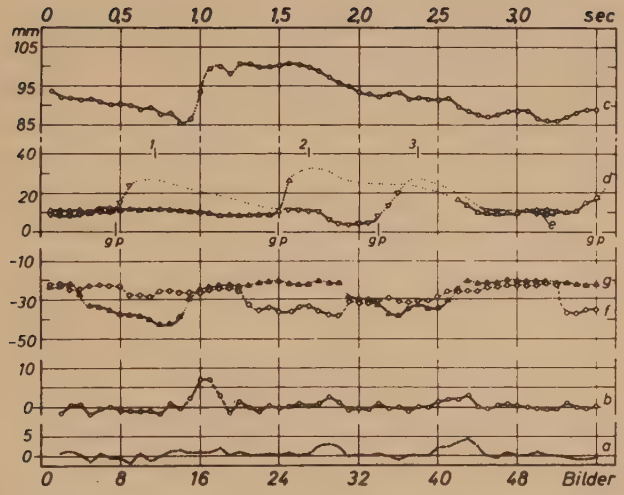

Abb. 35. Kriechbewegungen einer 5 Tage alten Lachtaube bei anhaltender Schnabelstütze mit Frequenzen von etwa 1- und 1,4 Int./Sek. Kurve b: Bewegung des Kopfes relativ zum ruhenden Untergrund jeweils in 1/16 Sek. bei aufgestelltem Schnabel o—o ; bei frei bewegtem Kopf o- -o . Kurve c: Die Bewegung des Kopfes am Rumpf bei aufgestütztem Schnabel o—o ; bei frei bewegtem Kopf o·····o . Kurven d (△—△) und e (▽—▽): Bewegungen des rechten bzw. linken Beines; in·· ·· ·· wurde der Verlauf der Beinbewegungen unter Zuhilfenahme der Stellung und Bewegung der Zehen, der Ober- und Unterschenkel rekonstruiert, da die Ferse nicht sichtbar war. Der Zeitpunkt für das Aufsetzen der Läufe ließ sich ziemlich genau festlegen. Kurve f: senkrechter Abstand der Handkante (in negativen Werten) von der Medianebene des Körpers für den rechten Flügel; ◇- -◇ frei getragen, ◇—◇ mit der Hand aufgesetzt; Kurve g: ebenso für den linken Flügel ▲·····▲ und ▲—▲ . Aufnahmefrequenz ausnahmsweise 16 Bilder/Sek.; gefilmt wurde senkrecht von oben

trägt der mittlere Abstand der Handkanten von der Medianebene des Körpers etwas über 20 mm. Etwa 4/16 Sek. bevor die Phalangen des linken Beines (e) abheben, beginnt der linke Flügel (Kurve g) eine Abwärtsbewegung am Körper und setzt etwa 2/16 Sek. vor dem Abheben des Beines mit der Handkante auf. Nachdem das Bein die Unterlage berührt hat, wird der Flügel 2/16 Sek. später wieder angehoben und in die Ruhestellung zurückgeführt. In Bild 24 hebt das rechte Bein (d) ab; wieder wird etwa 4/16 Sek. vorher der ipsilaterale Flügel abwärts bewegt und berührt etwa 2/16 Sek. vor dem Abheben der Phalangen die Unterlage. Das Schwungbein setzt in Bild 27 auf; etwa 3/16 Sek. später wird der gleichseitige Flügel wieder angehoben. Bei der dritten Beinbewegung (Bild 34 bis 38) fällt das Aufsetzen des Flügels mit dem Abheben des Beines zeitlich zusammen.

Der Kopf ist mit der Schnabelspitze auf die Holzwolle gestützt und macht geringe Schwankungen in seitlicher und rostrocaudaler Richtung. Die Vorwärtsbewegung des Rumpfes in einzelnen Schüben reduziert den Abstand zwischen Schnabelspitze und Körperende hauptsächlich zwischen den Bildern 27 und 31 bzw. 41 und 45. Nachdem in 1 (Bild 11) das linke Bein (e) aufgesetzt wird, hebt etwa 2/16 Sek. später die Schnabelspitze von der Unterlage ab (Kurve c); der Kopf wird für 5/16 Sek. frei nach vorn bewegt und erneut aufgesetzt (vgl. auch die korrespondierende absolute Bewegung des Kopfes in Kurve b). Während der Kopf vorschwingt, wird auch die Bewegung des Körpers (Kurve a) wesentlich schneller. Die Schreitfrequenz beträgt etwa 1- und 1,4 Int./Sek. Die aktive Bewegung des Kopfes ist in ähnlicher Weise an die Beinbewegungen gekoppelt wie bei erwachsenen Tieren.

Im Alter von etwa 6 Tagen wird das Abdomen frei getragen. Der meist prall gefüllte Kropf berührt aber häufig noch die Unterlage. Am sechsten und siebten Tag liegen die Jungen für einige Minuten unbedeckt im Nest; zur selben Zeit etwa hören die Alttiere auf, mit dem Schnabel die Jungen an Händen, Füßen und Flanken zu "kneifen" oder zu betupfen. Die Nestlinge kriechen jetzt häufiger ohne Kontakt mit dem Gefieder des Elters. Das Kriechen geradeaus läßt sich wiederholt auslösen, wenn man die Jungtauben an den Nestrand setzt.

Während der Vorwärtsbewegung werden nun die Augen meist geöffnet; an den vorhergehenden Tagen wurden sie geschlossen gehalten. Beim

"suchenden" Pendeln des Kopfes der Einleitung zur Fütterung öffnen sich die Lidspalten schon vom dritten Lebenstag an. Am achten Lebenstag bleiben die Augen für relativ lange Zeit geöffnet, ohne daß sonstige motorische Aktivität zu verzeichnen ist. Zur selben Zeit beginnen die Jungen, in der Hockstellung P e i l b e w e g u n g e n auszuführen: Der Kopf wird einmal oder auch mehrere Male in seiner Medianebene vor- und rückwärts bewegt (vgl. auch DUNLAP und MOWRER 1931). Anzahl, Frequenz und Amplitude dieser Bewegungen wechseln von Zeit zu Zeit.

Bis zum neunten Lebenstag werden Kopf, Beine und Flügel weiterhin in der gleichen Art bewegt wie in Abb. 35: Der Kopf bleibt mit der Schnabelspitze während zwei oder drei alternierender Beinbewegungen im Nistmaterial verankert, hebt nach Aufsetzen des Schwungbeines von der Unterlage ab und wird weiter vorn erneut in die Holzwolle gesetzt. Bevor die Phalangen abheben, wird der ipsilaterale Flügel mit der Handkante zur Unterlage geführt; in der Stemmphase der Beine befinden sich beide Flügel in ihrer Ruhestellung am Körper. Die Fersen werden, bevor die Phalangen des Schwungbeines frei werden, nur wenig angehoben.

Ziemlich häufig sind jetzt aber auch andere Bewegungen: Der Kopf wird nicht erst nach Ablauf von zwei oder drei Schrittintervallen wieder von der Unterlage gehoben, sondern nach jeder Beinwegungen; während die Flügel in der Abwärtsbewegung zeitweise frei bleiben. Abb. 36 zeigt die Kriechbewegungen eines Jungvogels bei Frequenzen von etwa 3- und 3,2 Int./Sek. Der Meßpunkt des rechten Beines (d) wird vom Bauchgefieder verdeckt; die Bewegungsphasen können jedoch ziemlich genau festgelegt werden. Die Amplitude der Beinbewegungen ist im Vergleich zu erwachsenen Tieren gering; relativ schnell, innerhalb von 4/24 Sek., wird das Schwungbein nach vorn bewegt und setzt mit den Phalangen auf. Gleichzeitig wird die lineare Geschwindigkeit des Körpers erhöht (Kurve a). Befinden sich beide Beine in der Stemmphase, so wird der Rumpf jeweils wesentlich langsamer bewegt. Der Kopf schwingt rhythmisch (Kurve c). Unmittelbar nach Aufsetzen des Schwungbeines (in den Bildern 6, 14 und 22) hebt die Schnabelspitze von der Unterlage ab; der Kopf wird dann für 4/24 Sek. bis 5/24 Sek. frei nach vorn bewegt und erneut mit dem Schnabel

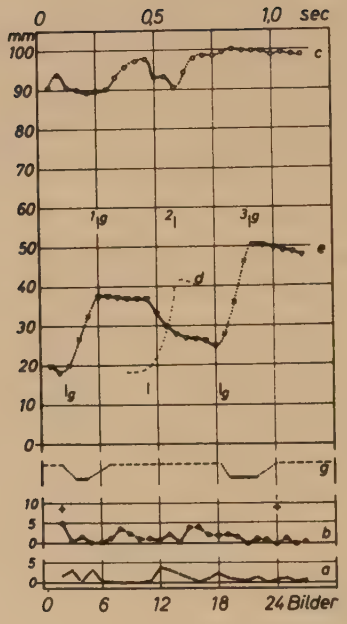

Abb. 36. Kriechen eines 10 Tage alten Nestlings z. T. mit Schnabelstütze bei etwa 3 Int./Sek.; Kopf- und Beinbewegungen sind absolut koordiniert. Kurve b: Bewegung des Kopfes relativ zum ruhenden Hintergrund bei aufgestelltem Schnabel o—o ; bei frei bewegtem Kopf o- -o ; Kurve c: Bewegung des Kopfes relativ zum Körperende bei aufgestelltem Schnabel o—o ; bei frei bewegtem Kopf o····o . Kurve e (▽—▽): Bewegung des linken Beines, in x rekonstruiert; Kurve d (·· ·· ··): konstruiert für die Bewegung des rechten Beines unter Berücksichtigung der Körperbewegung. Kurve g: Der zeitliche Verlauf der Bewegung des linken Flügels; — — — der Flügel bleibt unbewegt und frei, ····· er wird am Körper auf- bzw. abwärts bewegt; ——— die Handkante ruht auf der Unterlage

aufgestellt. Während der freien Phase des Schwungbeines verbleibt die Schnabelspitze an Ort und Stelle. Die Bewegungen des linken (sichtbaren) Flügels (Kurve g) sind mit den Beinschwingungen absolut koordiniert: Der Flügel ändert nur dann seine Lage, wenn das gleichseitige Bein nach vorn geführt wird. Die Abwärtsbewegung setzt später ein als bei jüngeren Tieren und zwar jeweils dann, wenn das Schwungbein abhebt. In Abb. 36 wird die Handkante bis auf die Unterlage geführt; häufig bleibt der Flügel bei Tauben dieses Alters aber auch frei. In Bild 2 und Bild 24 wird das Oberlid etwas über die Cornea gezogen. Die Koordination zwischen Kopf- und Beinwegungen unterscheidet sich nicht von der erwachsener Tauben. Der Kopf macht bei jedem Schritt eine Schwingung; allerdings wird er nicht in horizontaler Richtung nach vorn bewegt, sondern schräg abwärts.

Am zehnten Lebenstag treten solche Kopfbewegungen bei fast sämtlichen Tieren auf. Die Flügel werden zeitweise noch auf die Unterlage aufgesetzt, häufig aber auch nur ein kurzes Stück frei abwärts bewegt. Einige Tiere tragen häufig den Kopf während mehrerer Schritte vollkommen frei; daneben kommen aber auch noch Schrittfolgen vor, in deren Verlauf der Kopf mit der Schnabelspitze zum koordinationsgemäßen Zeitpunkt auf der Unterlage ruht. Die Entwicklung des Schreitens zwischen dem neunten und elften Lebenstag ist eine Übergangsperiode.

Abb. 37 zeigt vier Schritte eines elf Tage alten Tieres. Die lineare Bewegung des Körpers ist gleichmäßiger geworden (Kurve a). Beim Abheben des Schwungbeines von der Unterlage erhöht sich die Körpergeschwindigkeit stets etwas. Das linke Bein (e) ist nur zeitweise vollständig sichtbar; die Momente des Abhebens und Aufsetzens lassen sich aber ziemlich genau festlegen. Die Ferse und das Zehengrundgelenk des rechten Beines (Kurve d) kommen gleichzeitig mit der Unterlage in Kontakt. In der Stemmphase ruht das rechte Bein für längere Zeit weiterhin auf der Ferse; schließlich wird diese dann angehoben, und zwischen 3/24 Sek. und 8/24 Sek. später werden auch die Phalangen frei. In diesem Zeitpunkt ist die Längsachse des Laufes zur Horizontalebene unter einem Winkel von etwa 30° aufgerichtet. Der Kopf ist während des Kriechens stark an die Schultern gezogen, er wird aber trotzdem rhythmisch bewegt (Kurve c). Die Schwingungen prägen sich jedoch weniger aus als bei erwachsenen Tauben, da die Amplituden und Bewegungsgeschwindigkeiten bedeu-

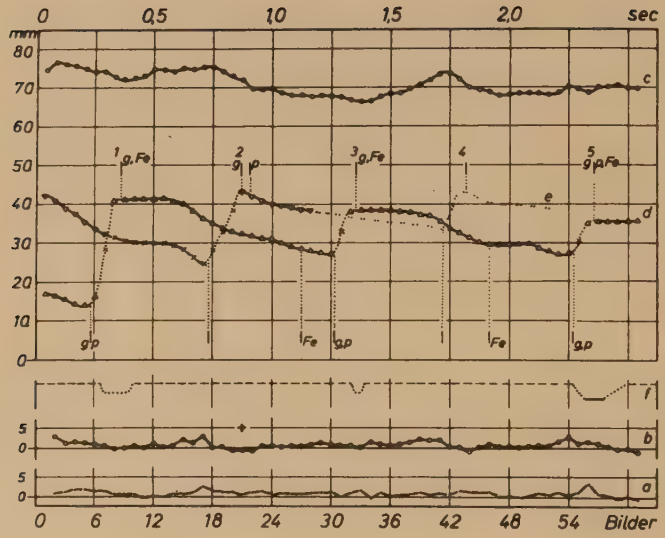

Abb. 37. Kriechen einer 11 Tage alten Jungtaube bei frei bewegtem Kopf; absolut koordinierte Kopf- und Beinbewegungen bei Frequenzen von etwa 2 Int./Sek. Kurve d (△—△): Bewegung des rechten Beines, in x rekonstruiert; Kurve e (▽—▽): Bewegung des linken Beines, in •• •• konstruiert unter Zuhilfenahme der Bewegungen von Zehe I und Zehe III. Unter den Kurven d und e eingezeichnet bedeuten g, p und Fe das Abheben des Zehengrundgelenkes, der vorderen Phalangen und der Ferse; oberhalb der Kurven eingezeichnet bedeuten g, p und Fe das Aufsetzen des Zehengrundgelenkes, der vorderen Phalangen und der Ferse. Kurve f: Zeitlicher Verlauf der Bewegung des rechten Flügels; — — der Flügel wird frei und unbewegt getragen; ····· der Flügel wird abwärts bzw. aufwärts bewegt; ——— die Handkante ruht auf der Unterlage. In + an Kurve b wird das Oberlid abgeschlagen.

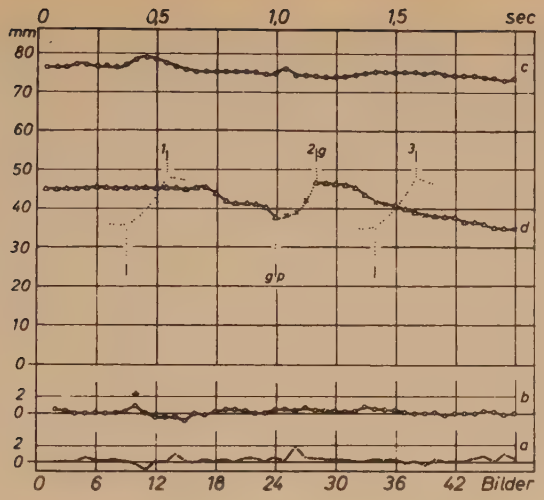

Abb. 38. Langsames Kriechen einer 11 Tage alten Taube bei frei getragenem Kopf; starke Reduktion der Kopfschwingungen. Die Flügel verbleiben in ihrer Ruhelage. Kurve d (Δ—Δ): Bewegung des rechten Beines, in x rekonstruiert; die Bewegung des linken Beines konnte mit einiger Genauigkeit aus der Lage der Zehen und den Schwankungen des Körpers geschlossen werden, konstruiert in •• •• ••

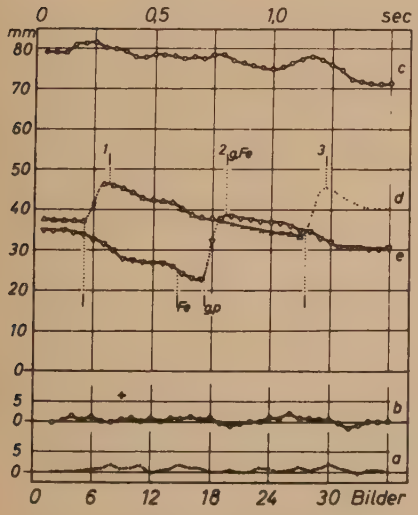

Abb. 39. Kriechen eines 10 Tage alten Nestlings bei frei getragenem Kopf; Kopf- und Beinbewegungen sind absolut koordiniert. Kurve d (Δ—Δ) Bewegung des rechten Beines, in -x- und •• •• rekonstruiert bzw. konstruiert

tend geringer sind. Die Frequenzen der aufgezeichneten Schrittfolge liegen bei etwa 2 Int./Sek. Die Schwingungen des Kopfes und die alternierenden Bewegungen beider Beine sind absolut koordiniert. Während der Kopf infolge der Vorwärtsbewegung des Körpers schwanzwärts schwingt, bleibt er zeitweise vor der Streifenwand in Ruhe (Kurve b). Wirkliche Rückwärtsbewegung relativ zur ruhenden Umgebung tritt nicht auf. Wenn die Kurve zeitweise unterhalb der Nullinie verläuft, so ist das auf geringe Seitwärtsdrehungen des Kopfes zurückzuführen. Die Bewegungen des rechten (sichtbaren) Flügels (f) sind mit den Schwingungen des rechten Beines (d) synchronisiert. Wie in Abb. 36 wurde allein der z e i t l i c h e Ablauf quantitativ erfaßt. Die zweite Flügelbewegung (Bilder 32 und 33) ist erheblich reduziert. Sie setzt relativ verspätet ein und führt den Flügel kaum abwärts. Während der letzten Beinbewegung (Bild 54 bis 57) wird der gleichseitige Flügel für etwa 2/24 Sek. wieder auf die Unterlage gesetzt.

Nicht immer sind in diesem Alter Kopfschwingungen deutlich zu erkennen. Starke Reduktion der Amplituden tritt vor allem dann auf, wenn sich das Tier nur wenig voran bewegt und die Beine gleichsam auf der Stelle treten (Abb. 38). Der Körper liegt sehr tief, daher ist das linke Bein nur teilweise zu sehen. Das rechte Bein (d) ruht in Phalangen und Ferse auf der Unterlage; beim Abheben der Zehen wird die Ferse nur wenig angehoben. Der Kopf ist an die Schultern gezogen. Nur während der ersten Beinbewegung schwingt er (Kurve c); in den folgenden Schrittintervallen wird er in etwa gleichem Abstand zum Körperende voranbewegt. Beide Flügel bleiben während des Kriechens in Ruhe. Bewegt sich das Tier schneller, so wird auch die Rhythmik der Kopfbewegung deutlicher (Abb. 39). Die Taube kriecht bei Frequenzen von 2- und 2,4 Int./Sek. Beide Flügel bleiben vollkommen unbewegt.

Anfangs hockt der Jungvogel auf beiden Fersen; dann wird der Körper angehoben und zunehmend schneller vorwärts bewegt. Der Kopf beginnt die erste Schwingung (Kurve c), bevor der Rumpf deutliche Ortsveränderung zeigt (Kurve a). Jedem weiteren Schrittintervall ist eine Kopfschwingung zugeordnet. Im Vergleich zu erwachsenen Tauben ist jedoch eine Phasenverschiebung zu beobachten: Die Kopfschwingungen beginnen erst etwa 3/24 Sek. nach dem Aufsetzen des Schwungbeines. Die gleiche zeitliche Gliederung ergibt sich aber

auch in Kurve a für die Bewegung des Körpers. Der Lauf wird in der Ferse nur wenig angehoben bevor die Phalangen frei werden; beim Aufsetzen berühren Zehen und Ferse die Unterlage gleichzeitig. Bei Hühnerküken ist diese Art der Fortbewegung der allererste Ansatz zum Schreiten. Im Alter von drei Stunden "robben" sie ebenfalls auf den Fersen (BANGERT 1960), wohl ohne dabei die Flügel zu bewegen.

Während des Robbens treten bei jungen Tauben selten Zwischenschläge in der Kopfbewegung auf. Meist sind die Kopfschwingungen auch bei langsameren Schritten von etwa 1,5 Int./Sek. mit den Beinbewegungen absolut koordiniert. Wenn auch eine Verschiebung der Koaktionslagen zu beobachten ist (vgl. Abb. 39), so ist in dieser doch bei sämtlichen Frequenzen eine gesetzmäßige Abhängigkeit von der jeweiligen Bewegung des Körpers zu erkennen. Es handelt sich also nicht um freie Schwingungen.

Am zwölften Lebenstag setzen fast alle Tauben die Beine nur noch in den Zehen auf die Unterlage (selten bewegen sich einige Tiere auch schon am zehnten oder elften Lebenstag für kurze Zeit auf den Zehen allein). Der Kopf wird stets frei getragen und nur ausnahmsweise, dann vor allem am Anfang einer Schrittfolge, in Koordination zu den Beinbewegungen (vgl. Abb. 36) auf den Untergrund gesetzt. Die jungen Tauben, die z.T. jetzt, hauptsächlich aber am dreizehnten und vierzehnten Lebenstag das Nest verlassen, tragen die Flügel zeitweise vollkommen ruhig am Körper; häufig werden diese auch noch abwärts bewegt, aber nur selten bis auf die Unterlage. Der Kopf wird etwas mehr angehoben und der Hals etwas weiter nach vorn gestreckt als bei elf Tage alten Tieren. Die Amplitude der Kopfschwingungen hat sich erhöht. Die Ursachen sind vor allem in der allgemeinen Entwicklung zu suchen; dabei fällt das Einsetzen größerer Kopfschwingungen zeitlich zusammen mit dem Beginn des Schreitens allein auf den Zehen. Daneben besteht aber noch eine m o m e n t a n e funktionelle Beziehung zwischen den einzelnen Bewegungen. Es kommt häufiger vor, daß ein älteres Tier, das schon längere Zeit auf den Zehen gelaufen ist, für kurze Zeit auf den Fersen "robbt". In diesem Fall wird der Kopf wieder stärker an die Schultern gezogen und mit geringerer Amplitude bewegt. Demnach beeinflußt die lokomotorische Aktivität auch über die tonischen Anteile die rhythmischen Bewegungen des Kopfes.

Der Übergang vom Robben, d.h. vom Kriechen auf den Läufen, zum Schreiten nur auf den Zehen ist in Abb. 40 dargestellt. Typisch für derartige Bewegungen ist die w e c h s e l n d e Schrittfolge: Die Frequenzen liegen bei 2,6 Int./Sek., 1,7-, 2,4-, 1,4- und 2 Int./Sek. Bei schnelleren Schritten wird der Körper relativ gleichmäßig bewegt (Kurve a). Im zweiten und vierten Schrittintervall hockt das Tier bei ruhendem Körper jeweils für 7/24 Sek. auf den Fersen. Das Schwungbein setzt noch in der gesamten Länge des Laufes gleichzeitig auf; beim Abheben von der Unterlage wird jedoch der Lauf über die Ferse deutlich "abgerollt". Diese wird meist dann angehoben, wenn das andere Bein frei nach vorn schwingt (vgl. aber Abb. 37). In den Stemmphasen ruht also jeweils ein Bein auf den Zehen.

Die Rhythmik in der Kopfbewegung ist deutlicher als bei jüngeren Tauben, da die Amplituden größer geworden sind. Während des Vorschwingens legt der Kopf zwischen 4 % und 14 % der minimalen Körperlänge zurück. Im ersten, dritten und fünften Schrittintervall setzen die entsprechenden Schwingungen A, D und F etwa 2/24 Sek. nach Aufsetzen des Schwungbeines ein; die Koaktionslagen der Bein- und Kopfrhythmen sind die gleichen wie bei jüngeren Tieren. Die Schwingung E verläuft demgegenüber abweichend; diese Aktion beginnt relativ verspätet. In diesem Fall zeigen die Bewegung des Körpers (Kurve a) und die des Kopfes eine enge Koppelung: Zwischen Bild 41 und 47 bleibt der Körper in Ruhe; in Bild 48 erhält die Beinmuskulatur erneut Impulse und treibt den Körper wieder voran. Der Kopf antwortet auf die Erhöhung der lokomotorischen Aktivität schon 2/24 Sek. früher als der Körper und schwingt nach vorn. Unmittelbar nach dem Aufsetzen des Schwungbeines in 4 fällt die Kurve für die Körperbewegung auf Null zurück; das anfangs stark herabgesetzte Erregungsniveau erklärt das verspätete Einsetzen der Kopfbewegung. Derartigen Beobachtungen zufolge reagiert die Halsmuskulatur ausgesprochen phasisch auf geringe Änderungen im zentralen Erregungszustand (vgl. auch Abb. 39). Im zweiten Schrittintervall liegen die Verhältnisse ganz ähnlich. Die Kopfschwingung B ist hauptsächlich passiver Natur, da der Körper zeitweise etwa rückwärts gleitet. Der Gipfel C in Kurve c basiert jedoch auf einer absoluten Bewegung des Kopfes (vgl. Kurve b). Auch in diesem Fall ist das Einsetzen der Kopfschwingung auf eine Zunahme lokomotorischer Aktivität zurückzuführen; allerdings erscheint hier die Bewegung des Körpers etwas

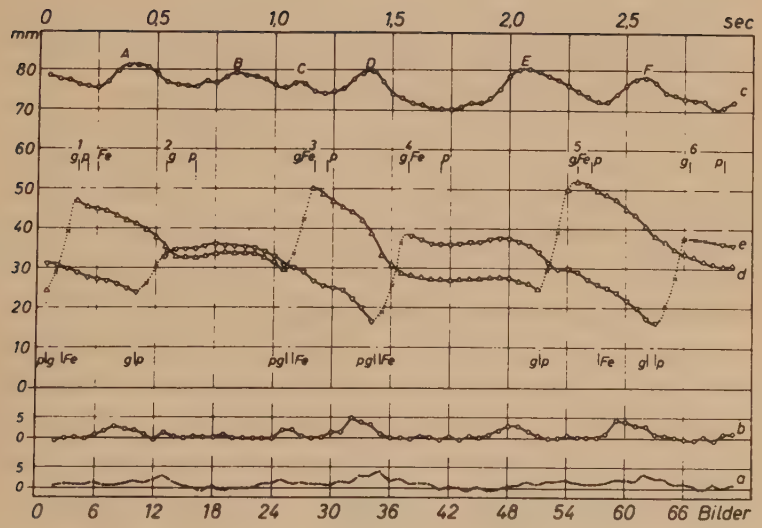

Abb. 40. Übergang vom Kriechen auf den Fersen zum Schreiten auf den Zehen bei einem 12 Tage alten Nestling. Die Kopfschwingungen C und E setzen verspätet ein; gleichzeitig wird auch der Körper wieder voranbewegt. Die Kopfschwingung B ist vor allem durch geringes Zurückgleiten des Körpers bedingt

früher als die des Kopfes. Im zweiten und vierten Schrittintervall sind also die Schreitfrequenzen und die Bewegungsgeschwindigkeiten der Beine in der Stemmphase weitgehend entkoppelt; der Verlauf der Kopfbewegungen ist unter diesen Bedingungen fast ausschließlich an die lokomotorische Aktivität gebunden und weniger an die jeweilige Bewegungsphase der Beine.

Anfangs schreiten die Tiere recht breitbeinig; dabei wird die Mittelzehe meist etwas auswärts gerichtet. Der Winkel zwischen Zehe II und Zehe IV ist beträchtlich größer als 90°. Häufiger kommt es vor, daß Zehe II des Schwungbeines während des Nachvornschwingens am Lauf des anderen Beines anstößt; durch schnelles Senken des Flügels auf der jetzt tiefer liegenden Körperseite versucht das Tier dann, dem drohenden Sturz entgegenzuwirken.

Am 13. Lebenstag wird die Ferse nur noch ausnahmsweise mit aufgesetzt. Beim Abheben von der Unterlage steht der Lauf oft beträchtlich steil; der Anstellwinkel zur Horizontalebene beträgt etwa 45°. Die Flügel werden nur noch selten kompensierend abwärts bewegt; sie bleiben auch in den mit den Beinschwingungen synchronisierten Bewegungen stets frei. Am 14. Lebenstag werden sie wie bei erwachsenen Tauben während des Schreitens unbewegt getragen. Bis zum 15. Lebenstag etwa schwingt der Kopf noch unregelmäßig, d.h. die Amplituden bei ein- und derselben Schreitfrequenz wechseln sehr stark. Außerdem pendelt er selbst bei schnellen Schritten weniger weit nach vorn als bei erwachsenen Tauben. Der zeitliche Verlauf der rhythmischen Kopfbewegungen ist jetzt weitgehend der gleiche wie bei älteren Tieren. Rückwärtsbewegung relativ zur ruhenden Umgebung kann in keinem Fall registriert werden. Die Phasen mit Blickfeldkonstanz sind etwas kürzer als bei erwachsenen Tauben.

Am 16. Lebenstag steht der Lauf im Moment des Abhebens zeitweise senkrecht zur Unterlage. Allmählich wird die weite Beinstellung aufgegeben; schließlich konvergieren die Läufe zum distalen Ende. Infolge der hiermit verbundenen Verlagerung des Unterstützungspunktes im Standbein unter den Schwerpunkt des Rumpfes werden die seitlichen Kippungen um die Längsachse reduziert. Gleichzeitig setzen viele Tiere die Mittelzehen etwas einwärts. In Abb. 41 schreitet eine 16 Tage alte Taube mit etwa 3 Int./Sek. Von den Schreitbewegungen erwachsener Tiere unterscheiden sich die hier aufgezeichneten lediglich

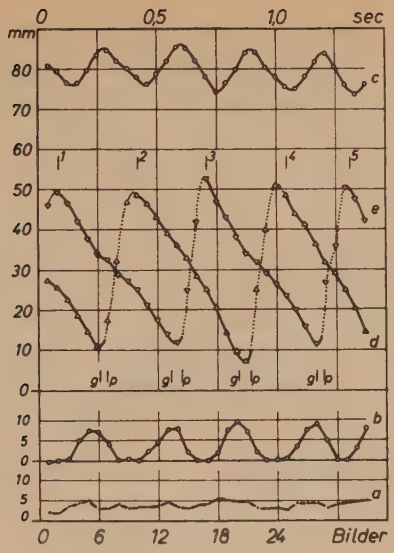

Abb. 41. Schreiten einer 16 Tage alten Taube mit absolut koordinierten Kopf- und Beinbewegungen; Schreitfrequenz zwischen 3- und 3,8 Int./Sek. Kurve c zeigt regelmäßige Kopfschwingungen

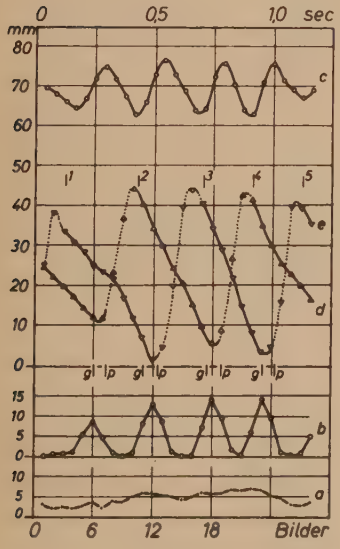

Abb. 42. Schreiten einer 22 Tage alten Taube bei Frequenzen von 3,4- bis 4,8 Int./Sek.; Kopf- und Beinbewegungen sind absolut koordiniert. Bei 4,8 Int./Sek. ist für etwa 1/24 Sek. Blickfeldkonstanz gewahrt

durch die geringere Amplitude der Kopfschwingungen und eine Verschiebung der Koaktionslagen zwischen den Kopf- und Beinrhythmen (vgl. Abb. 3). Selbst bei sehr schnellen Schritten sind die Bewegungen von Kopf und Beinen noch absolut koordiniert (Abb. 42). Die Frequenzen für die letzten beiden Schritte liegen bei 4,8 Int./Sek., selbst dann bleibt der Kopf in jedem Schrittintervall für etwa 1/24 Sek. fast unbewegt (Kurve b)! Im Alter von etwa 18 Tagen wird der Winkel zwischen den Zehen II und IV auf etwa 90° reduziert. Während des weiteren Wachstums erhöht sich vor allem noch die Amplitude der Kopfschwingungen; im übrigen unterscheiden sich die Schreitbewegungen etwa 20 Tage alter Tauben kaum noch von denen geschlechtsreifer Tiere.

Abb. 43 faßt nochmals die Entwicklung des Schreitens zusammen. Zwei Bewegungsformen treten besonders hervor: Erstens die Anwendung der permanenten Schnabelstütze und zweitens die "Kompensationsbewegungen" der beiden Flügel. Bis zum zehnten Lebenstag bilden diese beiden Komponenten zusammen mit den Beinbewegungen ein einheitliches Bewegungsmuster. Vom elften Lebenstag ab wird der Kopf nur noch selten für kurze Zeit auf die Unterlage gesetzt.

Flügelbewegungen während der Lokomotion sind bei nesthockenden und nestflüchtenden Jungvögeln häufiger beobachtet worden. Junge Teichhühner (Gallinula chloropus) rudern beim Laufen alternierend mit den Flügeln. Diese Bewegungen sind ebenso wie das Armschwingen des schreitenden Menschen mit den Beinbewegungen koordiniert. Beim Klettern bevorzugen Teichhuhnküken jedoch synchrone Stützbewegungen mit beiden Flügeln (DAANJE 1951). Bartmeisen (Panurus biarmicus) stemmen sich am ersten Lebenstag mit beiden Flügeln im Nest empor. In den folgenden Tagen kriechen die Jungen mit Bewegungen vom Kreuzgangtyp. Die Beine treten alternierend; entsprechend unpaarig arbeiten auch die Flügel (KOENIG 1951).

Die Extremitätenbewegungen junger Lachtauben im Alter von drei zu acht Tagen sind zwar absolut koordiniert, zeigen aber im einzelnen doch Abweichungen von denen eines im Kreuzgang schreitenden Vierfüßers. Vor allem die zeitliche Aufteilung der einzelnen Phasen in der Flügelbewegung läßt die Unterschiede recht deutlich werden. Die Stemmphase ist extrem kurz und hält gerade solange oder auch etwa länger an, als das gleichseitige Bein frei nach

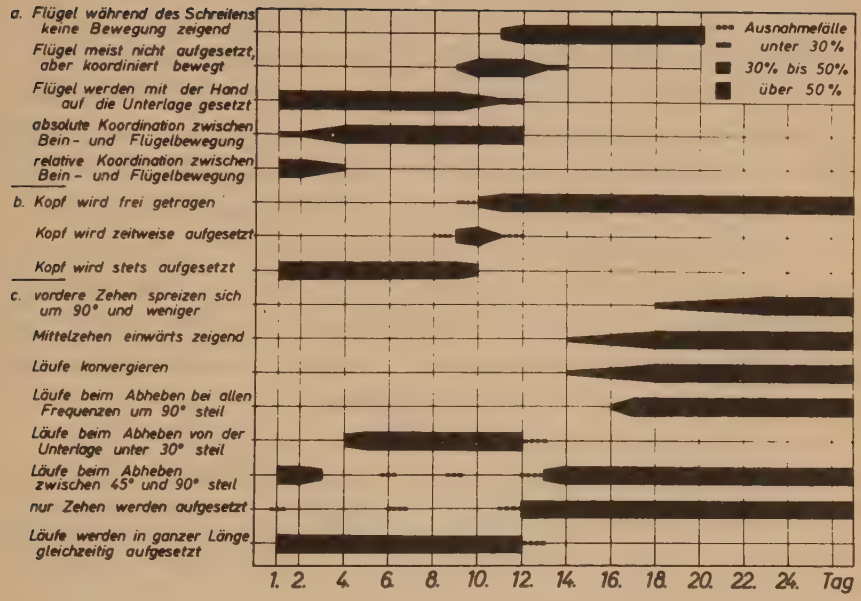

Abb. 43. Zusammenfassende Darstellung der Entwicklung des Schreitens. Die Bewegungen der Flügel sind unter a), die des Kopfes unter b) und die der Beine unter c) angegeben. Ausgewertet sind Befunde von 20 Tauben

vorn geführt wird. Die Flügel werden während des Kriechens also für weitaus die längste Zeit vollkommen unbewegt und an den Körper gelegt getragen. Beim normalen Kreuzgang wird ein Vorderbein mit dem Hinterbein der Gegenseite etwa gleichzeitig in die gleiche Richtung bewegt; bei jungen Lachtauben dagegen zeigen gerade die kontralateralen Flügel keine Bewegung, wenn das Schwungbein nach vorn geholt wird (vgl. Abb. 35).

Die lokomotorische Tätigkeit der vorderen Extremitäten ist also doch weitgehend reduziert. Das zeigt sich auch, wenn zeitweise eine "Eigenrhythmik" einsetzt, wie es bei jüngeren Tauben zwischen dem ersten und vierten Lebenstag der Fall ist. Die Flügel werden dann häufig synchron bewegt (aber nicht alternierend) und schwingen frei; in keinem Fall versuchen sie, unabhängig von den Beinbewegungen den Körper vorwärts zu bewegen. Ein Einfluß der Beinrhythmen auf die Flügelbewegungen zeigt sich vor allem bei der Bewegung des Schwungbeines. Bis zum Alter von etwa sechs Tagen wird der gleichseitige Flügel auf die Unterlage gesetzt, bevor das entsprechende Bein abhebt; in den ersten Lebenstagen bei rhythmischer Tätigkeit beider Flügel wird vor allem der ipsilaterale während des Abschlags in die Koaktionslage geführt; die Abwärtsbewegung des anderen Flügels wird teilweise zur selben Zeit gehemmt. Später fallen die E i g e n s c h w i n g u n g e n der Flügel während des Kriechens aus. Vermutlich werden jetzt die für die Lokomotion verantwortlichen Erregungen in stärkerem Maße den funktionsspezifischen Nervenbahnen zugeleitet. Eine Flügelbewegung wird jetzt nur noch dann ausgelöst, wenn das gleichseitige Bein versetzt wird. Über die nervösen Prozesse, die das synchronisierte Senken des Flügels bewirken, lassen sich vorläufig keine konkreten Angaben machen. Die Erregungen könnten einmal auf propriozeptorischer Basis bei einer bestimmten Beinstellung gebildet werden; es ist aber auch denkbar, daß aus den für die alternierenden Beinbewegungen verantwortlichen lumbo-sacralen Anteilen des Rückenmarks (vgl. ten CATE 1960, 1962) endogene phasenspezifische Erregungen zu den für die Flügelbewegungen verantwortlichen Rückenmarksabschnitten übermittelt werden.

Besonders bei jüngeren Tauben zeigt sich eine g e g e n s e i t i g e Beeinflussung der Bewegungen von Flügeln und Beinen, wenn sie in R ü c k e n -

l a g e gebracht oder in Normallage f r e i gehalten werden. Zeitweise ist der Takt in der Bewegung aller vier Extremitäten der gleiche. Die Flügel schlagen synchron, während die Beine meist alternierend treten. Die Extremitätenbewegungen auf der einen Körperseite unterscheiden sich also in ihrer Phasenverschiebung um 180°. Jeder Aufschlag des Flügels (dorsad gerichtet) fällt mit einer Streckbewegung des gleichseitigen Beines zusammen und umgekehrt. In diesem Fall schwingen das Bein und der gleichseitige Flügel mit relativ großer Amplitude. Auf der Gegenseite - das Bein und der Flügel werden gleichzeitig in gleicher Richtung bewegt - sind dagegen die Exkursionen erheblich reduziert; z. T. sind dann die Bewegungen nur noch angedeutet. Es ist durchaus möglich, daß in ähnlicher Weise wie bei den Schwingungen der Fischflossen ein zentralnervöser "Magnet-Effekt" die Bewegungen der Extremitäten koordiniert (vgl. auch v. HOLST 1935). Die echten Kriechbewegungen sind aber von etwa anderer Art, so daß wohl auch der koordinierende Mechanismus in beiden Funktionskreisen ein verschiedener sein könnte.

Vom linearen Kriechen lassen sich Drehbewegungen um die Körperhochachse ableiten. Beide Jungtauben liegen meist Seite an Seite im Nest. Dabei weisen die Schnabelspitzen entweder in dieselbe Richtung, oder der Schnabel des einen Tieres zeigt in Richtung Körperende des Geschwisters. Von Zeit zu Zeit dreht sich der eine oder der andere Jungvogel um einen Winkel von etwa 180°, so daß die Tiere anschließend wieder parallel liegen. Bis zum neunten Lebenstag etwa wird der Schnabel für zwei oder drei Beinbewegungen auf die Unterlage gesetzt. Die Beine treten alternierend, und zwar wird das Außenbein vorgesetzt, während das Innenbein in der freien Phase r ü c k w ä r t s schwingt. Bis zum zwölften Lebenstag wird jede Beinbewegung von einer Abwärtsbewegung des gleichseitigen Flügels begleitet. Die Entwicklungsgänge der einzelnen Bewegungen beim geradlinigen Kriechen und bei Drehungen um die Hochachse des Körpers laufen etwa parallel.

2. Die Schreitfrequenzen der Nestlinge

Junge Nesthocker bewegen sich im allgemeinen in den ersten Lebenstagen nur selten über längere Strecken geradlinig. Meist kriechen sie "auf der Stelle" und korrigieren dabei die Körperlage.

Neben Drehungen um die Körperhochachse, die nur einen beschränkten Ortswechsel ermöglichen, sind bei wenigen Stunden alten Tauben schon echte Kriechbewegungen zu sehen, wenn auch nur für einige Schritte. Bei Nestflüchtern muß die Fortbewegung der Jungen, soweit diese geführt werden, weitgehend dem Schreiten der Eltern angepaßt sein und umgekehrt. So laufen z.B. Hühnerküken in den ersten Lebenstagen bevorzugt mit hohen Frequenzen. Die älteren Tiere laufen langsamer. 30 bis 57 Tage alte Küken schreiten schließlich fast mit denselben Frequenzen wie erwachsene Hühner (BANGERT 1960).

Um festzustellen wie sich die Frequenzen der Schreitbewegungen während der Entwicklung bei Lachtauben verändern, registrierte ich mit Hilfe einer Stoppuhr die Beinbewegungen von neun Jungvögeln. Zu einem Vergleich der gestoppten Werte konnte ich die bei der Filmbildanalyse gewonnenen Ergebnisse heranziehen, die allein zu wenig Daten für einzelne Entwicklungsabschnitte erbrachten. Die ermittelten V o r z u g s frequenzen wurden für jedes einzelne Tier in Abhängigkeit vom Alter dargestellt. Der Verlauf der Kurvenschar ist in Abb. 44 durch Wiedergabe der beiden Extremkurven b und c und der Kurve a aus dem mittleren Bereich angedeutet. In einer ersten Phase werden die bevorzugten Schrittfolgen während der Entwicklung der Jungen zunehmend schneller; bei Haushuhnküken dagegen wird die Vorzugsschreitfrequenz anfangs geringer (BANGERT 1960). Am ersten Lebenstag (nicht eingezeichnet) kriechen die jungen Tauben mit Frequenzen um 0,5 Int./Sek. und 0,6 Int./Sek.; einige Tiere bewegen auch noch am fünften Lebenstag die Beine bevorzugt mit derselben Frequenz. Bei sechs Tauben liegt in diesem Alter die Vorzugsfrequenz bei 1 Int./Sek. Die Ferse wird vor dem Abheben der Zehen jetzt nur noch wenig angehoben; die Schrittweite relativ zur Körperlänge ist geringer als in den ersten drei Tagen nach dem Schlüpfen aus dem Ei. Von den Beinbewegungen unabhängige Ruderbewegungen der Flügel sind nicht mehr zu beobachten; der die Kompensationsbewegungen auslösende Prozeß bewirkt zugleich auch ihre Koordination mit den Beinbewegungen. Mit dem weiteren Wachstum erhöht sich die Vorzugsfrequenz. Es kommt allerdings auch vor, daß an zwei aufeinanderfolgenden Tagen die Vorzugsfrequenzen gleich bleiben.

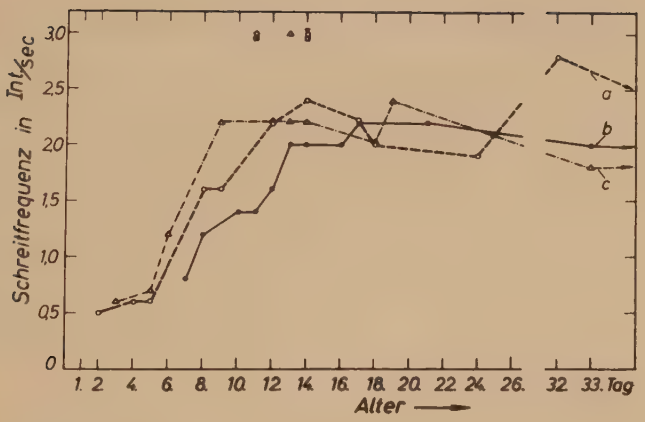

Abb. 44. Die Vorzugsfrequenzen für die Beinbewegungen (Ordinate) im Verlauf der Entwicklung bei 3 Tieren a, b und c; jeder Wert in den 3 Kurven gibt die Lage des Hauptgipfels aus der am betreffenden Tag (Abszisse) ermittelten Frequenzverteilung der gestoppten Schritte wieder. Außerdem ist für 6 Tauben (darunter die Tiere a und c) das erstmalige Auftreten von mehreren Schritten bei Frequenzen um 3 Int./Sek. über den entsprechenden Tagen eingezeichnet

Bis zum achten Tag bleibt die Koordination zwischen den Kopf- und Beinbewegungen die gleiche wie schon kurz nach dem Schlüpfen. Am neunten Lebenstag wird der Kopf von zahlreichen Tieren bei jedem Schritt nur noch für kurze Zeit mit dem Schnabel aufgestützt. Die Beine werden in diesem Alter zeitweise recht schnell versetzt. Einige Tiere erreichen erstmalig Frequenzen von 2,6 Int./Sek.; das bevorzugte Schrittempo von zwei Tauben liegt bei 2- bzw. 2,2 Int./Sek. Langsame Schritte bei Frequenzen um 1 Int./Sek. sind nur noch vereinzelt zu beobachten. Es verschiebt sich somit das gesamte Spektrum zu höheren Frequenzwerten hin. Am elften Lebenstag kriechen sämtliche Tauben bevorzugt mit frei getragenem Kopf, sie robben auf den Fersen. Die Vorzugsfrequenz mehrerer Tiere liegt bei 2 Int./Sek., auch falls bei höheren Frequenzen nochmals ein Gipfel auftritt. Dieses Schrittempo wird auch weiterhin bevorzugt. Tiere, die schon am neunten Lebenstag am häufigsten mit Frequenzen bei etwa 2 Int./Sek. kriechen, behalten gleichfalls diese Vorzugswerte bei (vgl. Abb. 44, Kurve c). Am 12. und 13. Lebenstag verschiebt sich auch für die restlichen Tiere der Gipfel zu Werten von 2- oder 2,2 Int./Sek. Die Jungen verlassen jetzt z.T. das Nest und schreiten auf den Zehen. Anfangs bewegen sich die Tiere noch etwas unsicher; das Schrittempo kann nicht im selben Maße willkürlich verändert werden wie bei älteren Tauben. Im Alter von etwa 18 Tagen erreichen die Jungen die Frequenzverteilung der erwachsenen Tiere.

Die erste Phase, in der das Schrittempo zunimmt, ist am neunten, in den meisten Fällen am elften oder zwölften, seltener erst am dreizehnten Lebenstag abgeschlossen (vgl. Abb. 44). Die bevorzugten Frequenzen liegen zu diesem Zeitpunkt bei 2 Int./Sek., 2,2-, ausnahmsweise bei 2,4 Int./Sek. und werden weiterhin meist beibehalten; zusätzlich werden Schritte bei schnellerem Tempo häufiger. Am elften, dreizehnten oder auch vierzehnten Lebenstag treten bei den meisten Tieren einige Schritte bei Frequenzen um 3 Int./Sek. auf (vgl. Abb. 44). Schließlich werden auch in diesem Bereich die Schritte häufiger. Der Hauptgipfel liegt nun meist bei 2-, oder 2,2 Int./Sek.; zusätzlich kann bei 3 Int./Sek. nochmals ein kleiner Gipfel auftreten. Seltener werden allein Werte bei 2,8 Int./Sek. bevorzugt (Abb. 44; Kurve a). Damit ist die Entwicklung des Schreitens abgeschlossen.

D. ERÖRTERUNG DER BEFUNDE

1. Nach v. HOLST (1936 d, 1938 b) regeln die absolute und die relative Koordination die Extremitätenbewegungen zahlreicher Wirbeltiere einschließlich der des Menschen. DAANJES (1951) Beobachtungen zufolge kann relative Koordination auch dann eintreten, wenn Rhythmen auf verschiedenen zentralnervösen Niveaus gleichzeitig aktiviert werden: Bei zahlreichen schreitenden Vögeln wie Hühnern, Tauben und Staren werden die alternierenden Beinbewegungen von Schwingungen des Kopfes begleitet, die normalerweise mit dem Takt der Beine synchronisiert sind. Bei langsamen Schritten versucht der Kopf zunächst, seinen eigenen Rhythmus durchzusetzen. Die aus dem Zusammenspiel mit den Beinbewegungen resultierenden Superpositionserscheinungen sowie ein Vergleich der Kopfschwingungen von verschiedenen Vögeln lassen vermuten, daß die rhythmische Tätigkeit der Halsmuskulatur durch endogen produzierte Erregungen ausgelöst wird.

Andere Autoren jedoch (DUNLAP und MOWRER 1931, sowie VISSER und RADEMAKER 1934) schlossen aus dem Verlauf der rhythmischen Bewegungen, daß die vom Tier selbst verursachten retinalen Abbildverschiebungen die Auslösung und Steuerung der Kopfschwingungen bewirken müßten. Es würde sich demnach um die gleichen optomotorischen Reaktionen handeln, wie sie bei linearer Passivvertragung auch dann auftreten, wenn die Beine bewegungslos bleiben.

Allein schon die z e i t l i c h e n Beziehungen zwischen den Kopf- und Beinbewegungen beim unbeeinflußten Schreiten erwachsener Tauben (vgl. auch DAANJE 1951, sowie BANGERT 1960) lassen jedoch vermuten, daß die Kopf- und Beinrhythmen bei Lachtauben nicht unabhängig voneinander ablaufen. Selbst bei langsamen Schritten schwingt der Kopf nur ausnahmsweise mehrmals frei; in allen anderen Fällen führt ein Zwischenschlag den Kopf wieder in die bevorzugte Koaktionslage zurück.

Andererseits hängt aber bei passiv zwischen zwei Streifenwänden vertragenen Tieren die Frequenz der Kopfschwingungen ähnlich wie bei spontan schreitenden Tauben von der Lineargeschwindigkeit ab. Ähnlich ist auch in beiden Fällen der r ä u m l i c h e Verlauf der Einzelschwingung; in der

schnellen Phase wird er kräftig nach vorn gestoßen. Die Kopfbewegungen passiv bewegter und spontan schreitender Tiere unterscheiden sich jedoch bei genauerer Betrachtung. So wird Blickfeldkonstanz selbst bei mäßigen Vertragungsgeschwindigkeiten nur selten gewahrt; bei höheren Geschwindigkeiten wird die Bewegung des Kopfes auch in der kompensatorischen Phase noch schneller. S c h r e i t e n d e Tauben dagegen halten den Kopf selbst bei Frequenzen von 4Int./Sek. in jedem Schrittintervall für 2/24 Sek. absolut ruhig. Allein diese Unterschiede lassen vermuten, daß den sonst so ähnlich verlaufenden Kopfbewegungen verschiedene Mechanismen zugrunde liegen müssen. In diesem Zusammenhang ist auch die Reproduzierbarkeit der Kopfrhythmik wichtig. Die Kopfschwingungen von Tieren, die mit Hilfe eines Wagens zwischen zwei Streifenwänden geradlinig bewegt werden, verändern sich von Zeit zu Zeit stark; zwischen maximaler Antwort und völligem Stillstand des Kopfes am Rumpf gibt es sämtliche Übergänge. An unbeeinflußt schreitenden Tieren dagegen läßt sich kein Schritt auffinden, dem nicht eine entsprechende Schwingung des Kopfes entspricht. Selbst bei einem Schritttempo von etwa 6 Int./Sek. schwingt der Kopf bei sämtlichen Tieren noch rhythmisch, und zwar in absoluter Koordination mit den Beinbewegungen. Das Laufen mit vorgestrecktem Hals ohne Pendelbewegungen des Kopfes, das bei Hühnern schon bei Frequenzen von etwa 4 Hz einsetzt (BANGERT 1960), läßt sich bei Lachtauben nicht beobachten. Die Rhythmik des Kopfes ist demnach mit der Eigenbewegung obligatorisch verknüpft. Über die Bedeutung exafferenter und reafferenter Informationen, soweit sie über das Auge vermittelt werden, kann man noch konkretere Angaben machen. Beim Schreiten kappengeblendeter Tiere waren auch weiterhin stets rhythmische Bewegungen des Kopfes zu sehen, manchmal allerdings erheblich schwächer. Diese Schwankungen sind hauptsächlich auf eine Verminderung des Grundtonus der Hals- und Extremitätenmuskulatur zurückzuführen; dabei wird auch die sich überlagernde phasische Komponente beeinflußt (vgl. auch die Beobachtungen von SIMON (1954) an geblendeten Küken). Durch Kappen geblendete Haushühner bewegen beim Schreiten den Kopf ebenfalls rhythmisch; die Amplitude der Kopfschwingungen ist aber geringer als bei sehenden Tieren (BANGERT 1960).

Bei gleichmäßiger Passivvertragung in Richtung der Körperlängsachse verhalten sich Lachtauben, deren Bildsehen durch Homogenkappen unterbunden wird, grundsätzlich anders als beim spontanen Schreiten. Kopfschwingungen lassen sich selbst bei starker Aufmerksamkeit des Tieres nicht auslösen, wohl aber bei sehenden Tieren: Demnach kann die rhythmische Aktion der Halsmuskulatur bei passiver Vertragung nur über retinale Abbildverschiebungen ausgelöst werden. Beim spontanen Schreiten sind dagegen die Kopfschwingungen ein fester funktioneller Bestandteil der Lokomotorik. Die steuernden Erregungsmuster sind endogenen Ursprungs.

Die Ausschaltung des Bildsehens beeinflußt auch bei weiterhin regulär schreitenden Tauben vor allem die Bewegungsgeschwindigkeiten des Kopfes; die S y n c h r o n i s a t i o n der Kopf- und Beinbewegungen erweist sich dagegen als wesentlich stabiler. In den meisten Fällen ist in der langsamen Phase während des Nachhintenschwingens am Körper kontinuierliche Vorwärtsbewegung des Kopfes relativ zur ruhenden Umgebung zu beobachten. Beim langsamen Schreiten ist diese oft gering oder fehlt während einzelner Schritte auch: Der Kopf bleibt ebenso wie bei sehenden Tauben in völliger Ruhe, wenn auch für kürzere Zeit. Die Bedeutung der bei der Eigenbewegung verursachten optischen Reafferenzen für die Steuerung bzw. Regelung der Kopfschwingungen ist auf Grund der unterschiedlichen Befunde nicht leicht zu erfassen. Lediglich einige Crustaceen bewegen bei Drehung um die Hochachse ihre Augenstiele vergleichbar rhythmisch, wodurch sich die Abbildverschiebungen auf der Retina ähnlich wie beim Kopfschwingen der Tauben stark verlangsamen - zeitweilig bis zum völligen Stillstand. Diese Bewegungen werden aber nicht erst über die selbstverursachten Abbildverschiebungen ausgelöst (DIJKGRAAF 1955 b, 1956), sondern sind ebenso wie die rhythmischen Kopfbewegungen der Tauben an die Lokomotion gebunden. Der z. T. verschiedenartige Verlauf der Kopfbewegungen durch Homogenkappen geblendeter Tiere, deren Schreitbewegungen sich sonst kaum von sehenden unterscheiden, spricht m. E. gerade dafür, daß erst die optischen Informationen die endogen entstehenden Kopfschwingungen auf das "richtige Ausmaß" an Bewegung einregeln.

Bei sehenden Haustauben, Hühnern (vgl. DUNLAP und MOWRER 1931, sowie BANGERT 1960) und Lachtauben wird der Kopf in der zweiten Phase des Pendelns wohl am Rumpf schwanzwärts geführt, in keinem Fall jedoch läßt sich eine aktuelle Rückwärtsbewegung relativ zur ruhenden Streifenwand feststellen; der Kopf bleibt entweder völlig ruhig oder wird bei Hühnern während schnellerer Schritte auch in der langsamen Phase etwas voranbewegt (BANGERT 1960). Auch bei g e b l e n d e t e n Lachtauben fehlt die Rückwärtsbewegung des Kopfes gegenüber der Streifenwand während des Nach-, hintenschwingens am Körper. Blickfeldkonstanz, die bei sehenden Tauben noch bei Schreitfrequenzen von 4 Int./Sek. für 2/24 Sek. gewährleistet ist, sollte also nur möglich sein, wenn vom Schnabel zur Schläfe verlaufende äußere Konturverschiebungen im Augen auch reizwirksam sind, und die Erregungen zentral in afferente Impuls für entsprechende optomotorische Reaktionen transformiert werden können. Mit anderen Worten: Die Tauben sollten die Fähigkeit besitzen, in temporal-nasaler Richtung verlaufende retinale Abbildverschiebungen zu kompensieren. Zahlreiche Versuche mit der Streifenzylinderanordnung an Tieren verschiedenster systematischer Stellugn haben gezeigt, daß aber gerade in dieser Richtung ablaufende Reizwechsel relativ unwirksam sind (vgl. die Befunde ter BRAAKs (1936) an Hunden, Katzen und Kaninchen , sowie BIRUKOWs (1938) am Grasfrosch). Nach SIMON (1954) steuert das Auge des Haushuhns etwa vom 30. Lebenstag ab fast ausschließlich einsinnig. Nur wenn die Streifen zum geblendeten Auge hin bewegt werden, schwingt der Kopf gleichmäßig in seitlicher Richtung [5].

Offenbar lassen sich die Ergebnisse, die man bei Drehung eines Streifenzylinders erhält, nicht unmittelbar mit denen bei beiderseits in gleicher Richtung sich verschiebenden Mustern vergleichen. In dieser Situation steuert der optische Apparat, sofern beide Augen sehtüchtig sind, bei Haushühnern (DUNLAP und MOWRER 1931; BANGERT 1960), Haustauben (DUNLAP und MOWRER 1931; VISSER und RADEMAKER 1934) und Lachtauben überein-

---

[5] Ähnlich verhalten sich auch erwachsene Lachtauben (eigene Untersuchungen); vom geblendeten zum sehenden Auge wandernde Streifen lösen nur unregelmäßige und erheblich reduzierte Kopfschwingungen aus.

stimmend zweisinnig. Dabei ist es völlig gleichgültig, ob das Tier zwischen ruhenden Mustern passiv vertragen wird oder ob die Streifenwände am ruhenden Tier vorbeibewegt werden. Die Fähigkeit, den in beiden Richtungen sich bewegenden Streifenwänden mit entsprechenden Kompensationsbewegungen des Kopfes zu folgen, könnte vor allem darin begründet sein, daß bei dieser Anordnung jeweils beide Augen in gleicher Weise gereizt werden. Es ist durchaus denkbar, daß die zunächst kontralateral gebildeten zentralen Erregungen (das Chiasma der Vögel ist total) sich gegenseitig beeinflussen, etwa im Sinne einer Bahnung. Auf diese Weise könnten die bei der Reizung nur eines Auges durch schläfenwärts bewegte Streifen relativ schwachen oder sogar ausbleibenden Reaktionen gefördert bzw. erst ausgelöst werden. Die Untersuchungen von SIMON (1954) an Küken machen es wahrscheinlich, daß eine derartige zentrale Beeinflussung bestehen könnte. Sie fand, daß die E i n s i n n i g k e i t der Steuerung bei beidäugigem Sehen sich später entwickelt als bei einäugigem.

Lachtauben reagieren nicht nur bei Passivvertragung zwischen zwei Streifenwänden optomotrisch mit rhythmischen Kopfbewegungen, sondern registrieren auch während der Eigenbewegung zusätzlich auftretende Konturverschiebungen. Die Exafferenzen werden durch entsprechende Kopfbewegungen weitgehend kompensiert. In einigen Fällen antwortet der ganze Körper optomotorisch, d.h. die Taube wird durch die Streifenwanderung zum Schreiten veranlaßt. Erwartungsgemäß läuft sie in Richtung der Musterbewegung. In der rotierenden Streifentrommel laufen junge Küken ebenfalls bevorzugt mit den bewegten Streifen (SIMON 1954). Nach DIJKGRAAF (1956) kommt derartigen optomotorischen Reaktionen, die unter "biologischen" Bedingungen allerdings meist unter umgekehrtem Vorzeichen zustande kommen - das Tier wird verdriftet, während die Umwelt objektiv ruht -, hauptsächlich die Bedeutung einer Orientierungsfunktion zu.

Neben dieser Art der Fortbewegung, dem reinen Mitgezogenwerden, zeigt aber ein Teil der Tauben s p o n t a n e s Schreiten unabhängig von der Bewegungsrichtung der Streifenwände. Gerade in diesen Fällen konnte beobachtet werden, daß die in beiden Richtungen am Auge vorbeibewegten Streifen

auch während der Eigenbewegung in gleicher Weise optomotorisch wirksam sind. Die Reaktionen der Tiere auf die Musterbewegungen sind recht eindrucksvoll.

Rhythmische Bewegungen des Kopfes bei spontanem Schreiten treten auch bei kappengeblendeten Tauben auf. Jede dieser endogen ausgelösten Aktionen schafft unter normalen Bedingungen in ganz bestimmter zeitlicher Abfolge den Bewegungsphasen entsprechend verschiedenartige Reizsituationen auf der Retina. Während der Kopf schnell nach vorn geführt wird, wandern die retinalen Abbilder rasch nasalwärts; in der anschließenden, langsamen Phase ist auch die Verschiebung der Abbilder auf dem Rezeptorenraster entsprechend verzögert. Beim Schreiten in Richtung der beiderseits wandernden Streifenmuster haben die Tauben nun die Möglichkeit, die entsprechenden Reizverteilungen jederzeit herzustellen. Wie die Versuche zeigen, laufen die Tiere z. T. mit etwa derselben Geschwindigkeit, mit der die Streifen bewegt werden, häufig aber auch noch etwas schneller. Der Kopf schwingt in den meisten Fällen so, daß in der langsam verlaufenden Phase das Auge nur noch geringe Abbildverschiebungen meldet. Oft wird auch völliger Gleichlauf zwischen Kopf und Streifenmuster erreicht; es besteht dann Blickfeldkonstanz, wie sie auch die sehenden Tiere beim Schreiten in ruhender Umgebung herzustellen vermögen. Beim schnellen Vorstoßen des Kopfes dagegen verschieben sich die Abbilder auf den Netzhäuten in gleicher Weise wie beim unbeeinflußten Schreiten in temporal-nasaler Richtung. Der Rumpf bewegt sich so schnell vorwärts, daß die rhythmischen Aktionen des Kopfes den gleichmäßigen Verschiebungen der Streifenmuster optimal angepaßt werden können. Es ist wohl anzunehmen, daß in gleicher Weise auch beim Schreiten in einer Umgebung, die dem Auge objektiv ruhende Kontraste bietet, die zunächst endogen ausgelösten Kopfschwingungen über das Auge durch reafferente Impulse zusätzlich geregelt werden (vgl. DAANJE 1951).

2. Die Kopf- und Beinbewegungen erwachsener Lachtauben und ebenso der kriechenden Jungtiere weisen ganz bestimmte Phasenbeziehungen auf. Mehrere "freie" Kopfschwingungen konnten nur in einem Fall beobachtet werden; gewöhnlich führt ein Z w i s c h e n s c h l a g den Kopf wieder in die feste

Koaktionslage zurück. Bei erwachsenen Tieren treten derartige Zweitschwingungen bei Schreitfrequenzen unterhalb von 1,5 Int./Sek. auf; bei Jungtauben, die gerade das Robben auf den Läufen aufgegeben und zum Schreiten auf den Zehen übergehen, führt der Kopf gelegentlich auch bei Frequenzen um 2 Int./Sek. eine zweite Bewegung aus. Beide Beine können, allein von der Mechanik ihrer Bewegung her betrachtet, nur in Grenzen unabhängig voneinander agieren (vgl. v. HOLST 1938). Der Kopf dagegen hat jederzeit die Möglichkeit, ein eigenes Bewegungsspiel zu beginnen; trotzdem ließen sich niemals auch nur Andeutungen zu periodischen Bewegungsformen feststellen. In den Bewegungen der Fischflossen sind gerade P e r i o d e n b i l d u n g e n ziemlich häufig zu beobachten (v. HOLST 1935b). Der "Synchronisationszwang" für die Kopf- und Beinrhythmen der Tauben ist demnach ungleich stärker als bei der Fischflossenbewegung. Die Stärke der Koppelung zeigt sich in den Schreitbewegungen geblendeter sowie zwischen gemeinsam bewegten Streifenwänden schreitender Tauben. Bei gegenbewegten Streifenwänden konnten nur g e r i n g f ü g i g e P h a s e n v e r s c h i e b u n g e n erzielt werden; bei mitbewegten Mustern kam es zeitweise wohl zu "B l o c k"-Erscheinungen, nie aber ließen sich die Kopf- und Beinrhythmen gegeneinander verschieben.

Die starke absolute Koordination verdeckt normalerweise die zwischen den Kopf- und Beinrhythmen bestehenden "Magnet"-Wirkungen. Gerade in den Beispielen mit Zweitschwingungen des Kopfes zeigen sich bei jungen Tieren ebenso wie bei erwachsenen Tauben die Einflüsse der Beinrhythmik auf die Kopfschwingungen in der freien Phase des Schwungbeines: Die Kopfbewegung, die dem nächsten Schrittintervall zuzuordnen ist, wird zunächst gehemmt. Der sichtbare Wirkungsgrad dieser Hemmung wird mit zunehmendem Schritttempo geringer, wohl infolge der erhöhten Erregung, die die Halsmuskulatur trifft. Das Ergebnis ist, daß der Kopf dann schon kurz vor dem Aufsetzen des Schwungbeines seine Bewegung beginnt. Recht deutlich wird der hemmende Einfluß des Beinrhythmus auf die Bewegungen des Kopfes beim Schreiten zwischen den bewegten Streifenwänden. Vereinzelt konnte beim Laufen gegen die Bewegungsrichtung der Schwarz-Weiß-Muster bei schnelleren Schritten eine zweite Aktion des Kopfes ausgelöst werden, die zeitlich

mit dem Abheben des Schwungbeines zusammenfiel. In diesen Fällen war die Amplitude dieser Kopfschwingung im Vergleich zu derjenigen der vorhergehenden bzw. folgenden Schwingung erheblich reduziert (vgl. Abb. 16; Schwingung B). Über die funktionelle Beschaffenheit des Mechanismus, der den Kopfrhythmus an den Takt der Beine bindet, lassen sich vorläufig kaum Aussagen machen. Daß wohl auch propriozeptive Erregungen die Koaktionslagen herzustellen vermögen, zeigt sich bei solchen Tauben, deren Beinbewegungen durch ein Gummiband gehemmt wurden: Die Kopfschwingungen setzen jeweils erst dann ein, wenn das Schwungbein aufgesetzt wird. Die Phasenbeziehungen bleiben selbst bei extrem schnellen Schritten (6 Int./Sek.) und bei ungewöhnlich gedehnter freier Phase des Schwungbeines erhalten. Hier weichen die Kopf- und Beinbewegungen der Lachtauben grundsätzlich von den Bewegungen der Fischflossen ab: Beim Anhalten einer Flosse können die anderen unbeeinflußt weiterarbeiten (v. HOLST 1936 a) oder, falls der abhängige Rhythmus vorher überlagert war, dann mit ihrer Eigenfrequenz schwingen (v. HOLST 1936 b).

3. Die Entwicklung der geradlinigen Fortbewegung bei Lachtauben durchläuft während der Nestlingszeit verschiedene Phasen. Schon im ersten Abschnitt, der bis zum neunten Lebenstag andauert, zeigt sich beim Kriechen mit permanent aufgesetztem Schnabel ein Bewegungsmuster, das in mancher Hinsicht mit dem erwachsener Tauben vergleichbar ist. Wie das Robben und die Schreitbewegungen der Hühnerküken (BANGERT 1960) ist diese Art der Fortbewegung mit der doch recht komplexen Zusammenarbeit von Kopf, Beinen und Flügeln zweifellos angeboren. Sie läßt sich schon in den ersten Stunden nach dem Schlüpfen beobachten.

Die gleichsam inverse zeitliche Aufgliederung der Flügelbewegung in eine kürzer dauernde Stemmphase und eine länger anhaltende "Schwingphase" wie auch das spätere Fehlen einer Eigenrhythmik lassen die Unterschiede zu einem echten Kreuzgang deutlich werden, der aber bei einigen Vögeln, z.B. jungen Bartmeisen (KOENIG 1951), in den ersten Lebenstagen zu beobachten ist. In den meisten Fällen beeinflussen sich zudem die Rhythmen beider Extremitätenpaare g e g e n s e i t i g (v. HOLST 1938 b), während

bei kriechenden Lachtauben der Rhythmus der Beine dominiert, d.h. in den ersten vier Lebenstagen eine "Magnetwirkung" ausübt, die die frei schwingenden Flügel vor dem Abheben des einen Beines in Koaktion zwingt. Später ist nur noch ein Prozeß wirksam, der die Abwärtsbewegungen der Flügel auslöst. In welchem Ausmaß die Kompensationsbewegungen der Flügel die Lokomotion der Jungtauben fördern, läßt sich vorerst nicht entscheiden. Es ist aber anzunehmen, daß gerade in den ersten Lebenstagen auf diese Weise der Rumpf während des Beinversetzens gestützt wird.

In einer zweiten Entwicklungsphase zwischen dem neunten und dem elften Lebenstag wird der Kopf schon in ähnlicher Weise bewegt wie bei erwachsenen Tauben. Bei jedem Schritt macht er eine volle Schwingung; gerade in diesem Alter wird recht deutlich, wie der Einsatz jeder erneuten Bewegung durch das Aufsetzen des Schwungbeines bestimmt wird.

Vorerst liegen keine entsprechenden Beobachtungen an verwandten Arten vor, so daß noch nicht entschieden werden kann, ob es sich jeweils um für Tauben bzw. Hühnervögel (vgl. auch BANGERT 1960) spezifische Entwicklungsgänge handelt.

4. Über die funktionellen Zusammenhänge zwischen den Kopf- und Beinbewegungen kriechender bzw. schreitender Lachtauben lassen sich folgende Aussagen machen. Kopf- und Beinbewegungen sind gewöhnlich wie beim Haushuhn (vgl. BANGERT 1960) absolut koordiniert; auch bei Lachtauben erweist sich der Beinrhythmus als dominant. Jedes Schrittintervall bildet eine Bewegungseinheit. Geschwindigkeitsänderungen in den Beinbewegungen werden meist unmittelbar vor dem Aufsetzen des Schwungbeines eingeleitet und können beim Aufsetzen des anderen Beines schon wieder rückgängig gemacht werden. Bei schnellen Schritten von mehr als 1,7 Int./Sek. wird der Kopf jeweils soweit voranbewegt, daß er nach Ablauf des Schrittintervalls wieder ziemlich genau die Ausgangslage einnimmt. Die Halsmuskulatur erhält geradezu eine Kopie der efferenten Impulse, die zu den für die Beinbewegungen verantwortlichen niederen Zentren im Rükkenmark (vgl. ten CATE 1960, 1962) laufen. Es handelt sich hierbei um

ein ausgesprochenes "K u r z z e i t g e s c h e h e n" (vgl. aber v. HOLST 1938 a); die Bewegungen werden jeweils nur für ein Schrittintervall festgelegt. Da Schreitfrequenz und Körpergeschwindigkeit normalerweise gekoppelt sind, d. h. die Körpergeschwindigkeit im weiteren Verlauf eines Schrittes nur selten ungesetzmäßig verändert wird, verlaufen die Schreitbewegungen der Lachtauben sehr regelmäßig. Haustauben bewegen sich wohl ähnlich (DUNLAP und MOWRER 1931), während bei Hühnern der Kopf oft mehrere freie Schwingungen ausführt (BANGERT 1960). Diese Abweichungen lassen sich kaum auf einen unterschiedlichen Einfluß der optischen Reafferenzen zurückführen; vielmehr sind wohl für die einzelnen Vogelarten verschieden starke Koppelungen zwischen den Rhythmen der Extremitätenbewegungen anzunehmen.

In jedem Fall antwortet bei Lachtauben zunächst die Halsmuskulatur auf die während des Schrittintervalls bestehende lokomotorische Aktivität in quantitativer Abhängigkeit (vgl. auch das Aufrichten eines Huhnes im Anschluß an einen "Sitzreiz" nach v. HOLST und v. SAINT PAUL 1960), während weiterhin die zu den Beinen geleiteten Impulse Körpergeschwindigkeit und Schreitfrequenz festlegen. Infolge dieser "Verteilung" sich entsprechender Erregungsmuster kommt es nie zu Periodenbildungen (vgl. v. HOLST 1936a, 1939).

Eine auffällige Übereinstimmung mit den Kopfschwingungen der Tauben zeigen die Augenstielbewegungen der Langusten. Bei diesen Tieren werden oft vor dem Einsetzen jeder Körperdrehung die Augenstiele seitwärts geschwenkt; außerdem zeigen kräftige Augenstielbewegungen an, daß stärkere Körperdrehungen folgen werden (DIJKGRAAF 1956). Auch hier besteht also eine quantitative Verknüpfung. Nach DAANJE (1951) scheint es die Regel zu sein, daß bei der Fortbewegung zunächst freie Körperteile an der Peripherie in Aktion treten. Dieses läßt sich gerade zu Beginn des Schreitens erwachsener Tauben häufig in der Bewegung des Kopfes beobachten. Die zeitweise bei langsamen Schritten als Zwischenschläge (relative Koordination) eingeschobenen Zweitschwingungen des Kopfes sind offenbar auf geringe V e r ä n d e r u n g e n in der allgemeinen lokomotorischen Aktivität zurückzuführen.

Bei höheren Lineargeschwindigkeiten des Körpers verlaufen die rein optomotorisch ausgelösten und durch retinale Abbildverschiebungen geregelten Kopfbewegungen in ähnlicher Abhängigkeit zur Körpergeschwindigkeit wie die während des Schreitens endogen produzierten Schwingungen. Wenn sich auch die Verhältnisse bei passiver Vertragung bzw. spontanem Schreiten kaum direkt vergleichen lassen, so könnten doch optische und endogene Steuerung bei der Eigenbewegung Hand in Hand arbeiten. Wie die Kopfschwingungen sehender Tiere beim Schreiten gegen die Bewegungsrichtung der Streifenwände erkennen lassen, sind die Voraussetzungen zu einer Kompensation der retinalen Abbildverschiebungen in der Phase der langsamen Bewegung durchaus gegeben.

E. ZUSAMMENFASSUNG

1. Während des Schreitens sind die Kopfbewegungen erwachsener Lachtauben bei Schreitfrequenzen von mehr als 1,5 Int./Sek. mit den alternierenden Beinbewegungen absolut koordiniert. Der Beinrhythmus ist dominant. Ein Eigenrhythmus läßt sich in den Kopfschwingungen nicht beobachten. Die Koaktionslagen der Rhythmen hängen nur geringfügig vom Schritttempo ab.

2. Auch bei langsameren Schritten bleibt die absolute Koordination zwischen den Kopf- und Beinbewegungen z.T. bestehen; häufig führt jedoch ein Zwischenschlag den Kopf wieder in die Koaktionslage (relative Koordination). Nur ausnahmsweise treten "freie" Schwingungen auf.

3. Die Kopf- und Beinbewegungen werden von der Schreitaktivität während eines Schrittintervalls festgelegt. Nur bei langsamen Schritten mit Frequenzen unterhalb 1,7 Int./Sek. ist das Niveau der lokomotorischen Aktivität zu niedrig, um den Kopf nach Ablauf einer Schwingung wieder in die Ausgangslage zurückzuführen.

4. Der Einsatz der Kopfschwingungen folgt dem Takt der Beine. Diese absolute Koordination zeigt sich vor allem während der freien Phase des Schwungbeines. Vorzeitig ausgelöste Kopfschwingungen werden unterdrückt; verzögertes Nachvornschwingen eines Beines läßt die folgende Kopfschwingung auch "verspätet" einsetzen.

5. Durch Homogenkappen geblendete Tauben bewegen den Kopf während des Schreitens ebenfalls rhythmisch. Die Kopfschwingungen weichen jedoch von der Norm ab. Vermutlich wird bei sehenden Tauben die Kopfbewegung gerade in ihrer langsamen Phase durch die retinalen Abbildverschiebungen quantitativ geregelt.

6. Beim Schreiten zwischen zwei gemeinsam bewegten Streifenwänden sind auch die vom Schnabel in Richtung zur Schläge am Auge vorbeigleitenden Muster reizwirksam. Die Tauben antworten mit entsprechenden Kompensationsbewegungen des Kopfes.

7. Die ausschließlich durch retinale Abbildverschiebungen ausgelösten Kopfschwingungen passiv vertragener Tauben sind ähnlich von der Lineargeschwindigkeit abhängig wie die während des aktiven Schreitens. Die rein optomotorisch bedingte Kopfrhythmik ist jedoch sehr variabel; bei spontaner Lokomotion dagegen sind rhythmische Bewegungen des Kopfes mit den Schreitbewegungen stets verknüpft.

8. Schon bei wenigen Stunden alten Nestlingen sind die Kopf- und Beinbewegungen fest koordiniert. Während des Kriechens übernehmen Schnabel und beide Flügel bis zum neunten Lebenstag eine Stützfunktion.

9. Die Kriech- und Schreitbewegungen junger bzw. erwachsener Lachtauben werden mit den Fortbewegungsweisen anderer Tiere verglichen. Die Koordination der Kopf- und Beinbewegungen ist bei Lachtauben weniger elastisch als bei Haushühnern.

LITERATUR

BANGERT, H. (1960): Untersuchungen zur Koordination der Kopf- und Beinbewegungen beim Haushuhn.
Z. Tierpsychol. 17. 143-164

BETHE, A. (1938): Rhythmik und Periodik, besonders im Hinblick auf die Bewegungen des Herzens und der Meduse.
Pflügers Arch. 239, 41-73

BIRUKOW, G. (1938): Untersuchungen über den optischen Drehnystagmus und über die Sehschärfe des Grasfrosches (Rana temporaria).
Z. vgl. Physiol. 25, 92-142

BRAAK, J.W. ter (1936): Untersuchungen über den optokinetischen Nystagmus.
Arch. Neérl. Physiol. 21, 309-344

BUDDENBROCK, W. v., und I. MOLLER-RACKE (1952): Neues zur Optomotorik von Insekten.
Experientia 8, 392-393

dies. (1953): Über das Wesen der optomotorischen Reaktionen.
Experientia 9, 191-193

BUDDENBROCK, W. v., I. MOLLER-RACKE und F. SCHALLER (1954): Neue Experimente über die Augenstielbewegungen von Carcinus maenas.
Experientia 10, 333-334

CATE, J. ten (1936): Uni- und plurisegmentale Reflexe bei Tauben.
Arch. Neérl. Physiol. 21, 162-167

ders. (1960): Locomotor movements in the spinal pigeon.
J. Exp. Biol. 39, 609-613

ders. (1962): Innervation of locomotor movements by the lumbosacral cord in birds and mammals.
J. Exp. Biol. 39, 239-242

DAANJE, A. (1951): On locomotor movements in birds and the intention movements derived from them.
Behaviour 3, 48-97

DIEBSCHLAG, E. (1935): Zur Kenntnis der Großhirnfunktion einiger Urodelen und Anuren.
Z. vgl. Physiol. 21, 343-394

DIJKGRAAF, S. (1953 a): Über das Wesen der optomotorischen Reaktionen I.
Experientia 9, 112-114

ders. (1953 b): Über das Wesen der optomotorischen Reaktionen II.
Experientia 9, 387-388

ders. (1955): Die Augenstielbewegungen der Languste (Palinurus vulgaris).
Experientia 11, 329-330

ders. (1956): Kompensatorische Augenstieldrehungen und ihre Auslösung bei der Languste (Palinurus vulgaris).
Z. vgl. Physiol. 38, 491-520

DUNLAP, K., and O.H. MOWRER (1931): Head Movements and Eye Functions of Birds.
J. Comp. Psychol. 15, 193-197

DZIMIRSKI, I. (1954): Untersuchungen über Bewegungssehen und Optomotorik bei Springspinnen (Salticidae).
Z. Tierpsychol. 16, 385-402

HAMILTON, W.F., and J.L. GOLDSTEIN (1933): Visual Acuity and Accommodation in the Pigeon.
J. Comp. Psychol. 15, 193-197

HASSENSTEIN, B. (1959): Optokinetische Wirksamkeit bewegter periodischer Muster.
Z. Naturf. 14b, 659-674

HEINROTH, O. und M.: Die Vögel Mitteleuropas. Berlin 1927

HOLST, E. v. (1935 a): Über den Prozeß der zentralnervösen Koordination.
Pflügers Arch. 236, 149 - 158

ders. (1935 b): Alles-oder-Nichts, Block, Alternans, Bigemini und verwandte Phänomene des Rückenmarks.
Pflügers Arch. 236, 515-532

ders. (1936 a): Versuche zur Theorie der relativen Koordination.
Pflügers Arch. 237, 93-121

ders. (1936 b): Vom Dualismus der motorischen und automatisch-rhythmischen Funktion im Rückenmark und vom Wesen des automatischen Rhythmus.
Pflügers Arch. 237, 356-378

ders. (1936 c): Über den "Magnet-Effekt" als koordinierendes Prinzip im Rückenmark.
Pflügers Arch. 237, 655-682

ders. (1936 d): Zentralnervensystem.
In: Fortschr. Zool. Neue Folge 2, 445-468

ders. (1937): Zentralnervensystem.
In:Fortschr. Zool. Neue Folge 3, 343-362

ders. (1938 a): Neue Versuche zur Deutung der relativen Koordination bei Fischen.
Pflügers Arch. 240, 1-43

ders. (1938 b): Über relative Koordination bei Säugern und beim Menschen.
Pflügers Arch. 240, 44-59

ders. (1939): Entwurf eines Systems der lokomotôrischen Periodenbildung bei Fischen.
Z. vgl. Physiol. 26, 481-528

HOLST, E. v., und U. von SAINT PAUL (1960): Vom Wirkungsgefüge der Triebe.
Naturwiss. 47, 409-422

KNEUTGEN, J. (1964): Beoachtungen über die Anpassung von Verhaltensweisen an gleichförmige akustische Reize.
Z. Tierpsychol. 21, 763-779

KOENIG, O. (1951): Das Aktionssystem der Bartmeise (Panurus biarmicus L.)
Österr. Zool. Z. 3, 1-82, 247-325

KUNKEL, P. (1962): Zur Verbreitung des Hüpfens und Laufens unter Sperlingsvögeln.
Z. Tierpsyhol. 19, 417-439

LORENZ, K. (1937): Über den Begriff der Instinkthandlung.
Folia Biotheoretica, Ser. B. No. II, 17-50

MITTELSTAEDT, H., und E. v. HOLST (1953): Reafferenzprinzip und Optomotorik.
Zool. Anz. 151, 253-259

MOWRER, O.H. (1953): A comparison of the visual function of nictitation and blinking.
J. Comp. Psychol. 15, 75-94

NICE, M.M.: Development of behaviour in precocial birds.
Transact. Linn. Soc. of New York 8, 1962

SCHULZ, W. (1931): Die Orientierung des Rückenschwimmers zum Licht und zur Umgebung.
Z. vgl. Physiol 14, 392-404

SIMON, M.E. (1954): Der optomotorische Nystagmus während der Entwicklung normaler und optisch isoliert aufgewachsener Küken.
Z. vgl. Physiol. 37, 82-105

STRESEMANN, E.: Aves. In: Handbuch der Zoologie, Bd. 7. Berlin und Leipzig 1927

THAUER, R., und G. PETERS (1938): Sensibilität und Motorik bei lange überlebenden Zwischen-Mittelhirntauben.
Pflügers Arch. 240, 503-526

VISSER, J.A., und G.G. RADEMAKER (1934): Die optischen Reaktionen großhirnloser Tauben.
Arch. Neérl. Physiol. 19, 482-501

LEBENSLAUF

Geboren wurde ich, Wilhelm Nothdurft, am 20. Januar 1938 als Sohn des Oberstudiendirektors Wilhelm Nothdurft und seiner Frau Annemarie geb. Bormann in Ilfeld, Kreis Nordhausen. Ich bin deutscher Staatsangehörigkeit und gehöre der evangelisch-lutherischen Kirche an.

Im Herbst 1944 wurde ich in die Volksschule zu Ilfeld eingeschult und besuchte sie bis zum Juni 1947. Zu diesem Zeitpunkt flüchtete unsere Familie nach Buntenbock im Oberharz, in die Heimat meiner Eltern. Nach Fortsetzung des Volksschulbesuches bis zum Frühjahr 1949 wurde ich in die Robert-Koch-Schule zu Clausthal-Zellerfeld (Gymnasium) eingeschult, besuchte in der Oberstufe den mathematisch-naturwissenschaftlichen Zweig und legte Ostern 1958 die Reifeprüfung ab.

Vom Sommersemester 1958 bis zum Wintersemester 1960/61 war ich an der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Georg-August-Universität Göttingen immatrikuliert mit den Studienfächern Zoologie, Botanik und Chemie. Im Sommersemester 1961 studierte ich an der Universität Tübingen und nahm unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. E. Bünning am Botanischen Großpraktikum teil. Seit dem Wintersemester 1961/62 bin ich wieder an der Georg-August-Universität Göttingen immatrikuliert. Weitere Großpraktika absolvierte ich in Zoologie unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. G. Birukow und in Chemie das Praktikum für Naturwissenschaftler (Biologen) unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. O. Glemser.

Das Thema meiner Doktorarbeit erhielt ich von Herrn Prof. Dr. G. Birukow im Wintersemester 1962/63.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Wilhelm Nothdurft

34 Göttingen

I. Zool. Institut der Universität
Berliner Straße 28